

THÈSES

présentées à la

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE NANCY

pour obtenir le grade de

DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES

par

Gérard KILBERTUS

1^{re} THÈSE : ÉTUDE ÉCOLOGIQUE DE LA STRATE MUSOÏNALE DANS UNE PINÈDE
SUR CALCAIRE LUSITANIEN EN LORRAINE.

2^e THÈSE : ÉCOLOGIE DES MOUSSES TERRESTRES (EUBRYA)

Soutenues le 18 décembre 1970, devant la Commission d'examen.

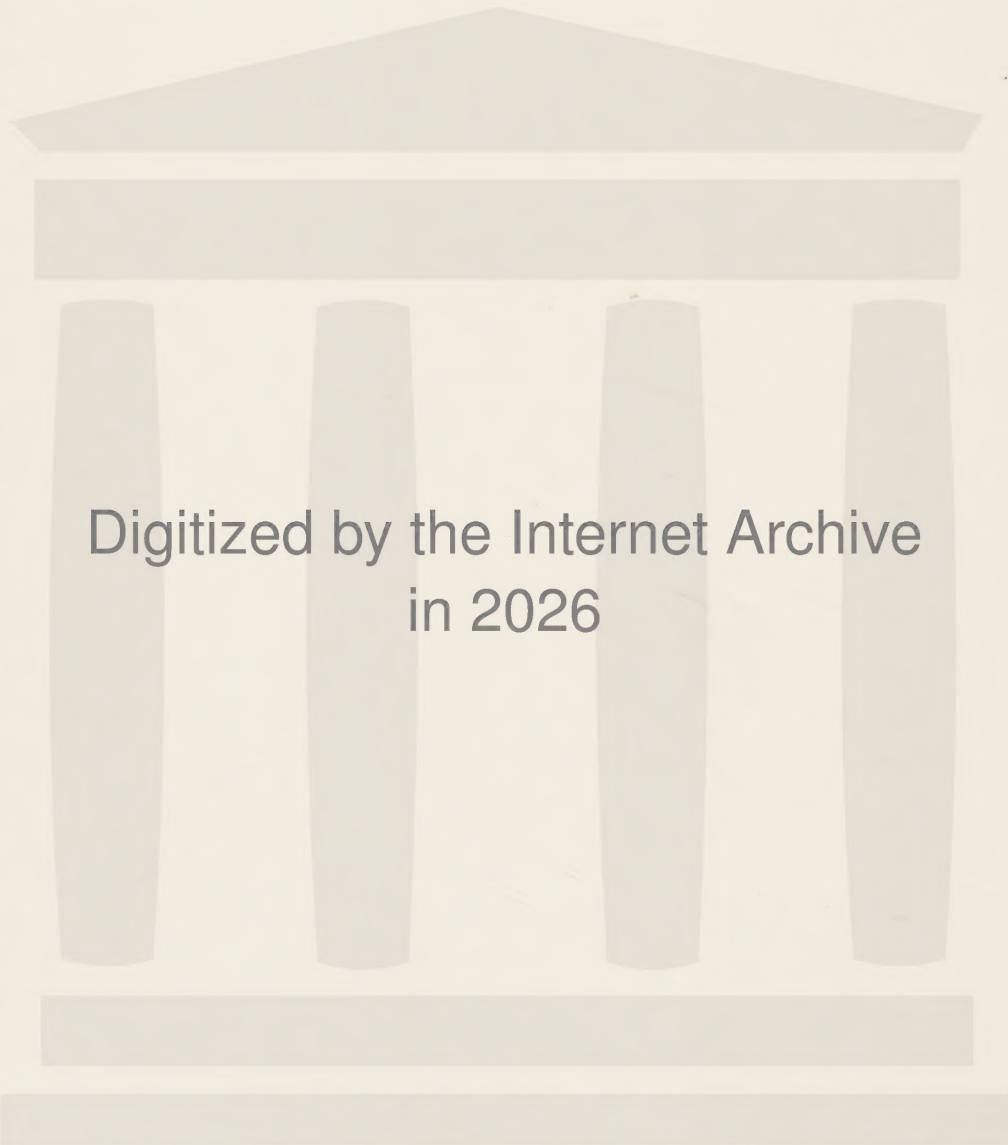
Membres du Jury

MM. F. MANGENOT

G. LEMÉE

J. GARNIER

M. METCHE



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41551919_0025

THÈSES

présentées à la

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE NANCY

pour obtenir le grade de

DOCTEUR ES-SCIENCES NATURELLES

par

Gérard KILBERTUS



1^{re} THÈSE : ETUDE ÉCOLOGIQUE DE LA COUVERTURE MUSCINALE DANS UNE PINÈDE
SUR CALCAIRE LIGSTANIEN EN LORRAINE

2^e THÈSE : ÉCOLOGIE DES MOUSSES TERRESTRES (LICHENS)

Reçues le 27 novembre 1970, devant la Commission d'inscription

Membres du jury

M. J. BÉGIN

E. GUYOT

A. LACROIX

M. MATHIEU



THÈSES

présentées à la

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE NANCY

pour obtenir le grade de

DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES

par

Gérard KILBERTUS

**1^{re} THÈSE : ÉTUDE ÉCOLOGIQUE DE LA STRATE MUSOÏNALE DANS UNE PINÈDE
SUR CALCAIRE LUSITANIEN EN LORRAINE.**

2^e THÈSE : ÉCOLOGIE DES MOUSSES TERRESTRES (EUBRYA)

Soutenues le *18 décembre* 1970, devant la Commission d'examen.

Membres du Jury

MM. F. MANGENOT

G. LEMÉE

J. GARNIER

M. METCHE

Doyen: M. AUBRY

Assesseur: M. GAY

Doyens Honoraires: MM. CORNUBERT - ROUBAULT

Professeurs honoraires: MM. RAYBAUD, LAFITTE, LERAY, JOLY, LAPORTE, EICHHORN, CAPELLE, CODEMENT, DUBREUIL, L. SCHWARTZ, DIEUDONNE, LETORT, DODE, GAUTHIER, GOUDET, OMER, CORNUBERT, CHAPELLE, GUERIN, WAHL.

Maîtres de Conférences Honoraires: MM. LIENHART, PIERRET.

Professeurs:

MM. ROUBAULT	Géologie	*MALAPRADE	Chimie
VEILLET	Biologie animale	MANGENOT	Botanique
BARRIOL	Chimie théorique	GAYET	Physiologie
BIZETTE	Physique	HADNI	Physique
GUILLIEN	Electronique	*BASTICK	Chimie
LEGRAS	Mécanique rationnelle	DUCHAUFOR	Pédologie
BOLFA	Minéralogie	GARNIER	Agronomie
NICLAUSE	Chimie	NEEL	Chimie organique industr.
FAIVRE	Physique appliquée	BERNARD	Géologie appliquée
AUBRY	Chimie minérale	*CHAMPIER	Physique
COPPENS	Radiogéologie	*GAY	Chimie biologique
DUVAL	Chimie	STEPHAN	Zoologie
FRUHLING	Physique	*CONDE	Zoologie
HILLY	Géologie	*WERNER	Botanique
LE GOFF	Génie chimique	EYMARD	Calcul dif. et intég.
SUHNER	Physique expérimentale	FELDEN	Physique
CHAPON	Chimie biologique	*GOSSE	Mécanique physique
HEROLD	Chimie minér. industr.	*DAVOINE	Physique (ENSMIN)
SCHWARTZ B.	Exploitation minière	HORN	Physique (1 ^{er} cycle)

*ROCCI	Géologie	N....	Chimie biologique
Mme LUMER	Mathématiques	N....	Mécanique appliquée
DELPUECH	Chimie physique	N....	Méthodes mathém. de la phys
Mlle HUET	Analyse supérieure	N....	Mécanique rationnelle
BLAZY	Minéralogie appliquée		

* Professeur titulaire à titre personnel.

Professeurs sans chaire

Mme BASTICK	Chimie P.C. Epinal	JANOT	Physique P.C. Epinal
MM. GUDEFIN	Physique	CACHAN	Entomologie appl. (ENSA)
VUILLAUME	Psychophysiologie	JACQUIN	Pédol. et chim. agri.
FRENTZ	Biologie animale	MAINARD	Physique M.P.
MARI	Chimie (ISIN)	MARTIN	Chimie P.C.
DEVIOT	Physique du solide	PAULMIER	Mécanique expérimentale
FLECHON	Physique P.C.	PROTAS	Minéralogie
VIGNES	Métallurgie	RIVAIL	Chimie appliquée CUCES
JURAIN	Géologie C.B.G.	DEPAIX	Probabilités et statist.
BALESDENT	Thermodynam. chim. appliquée (ENSIC)		

Maitres de conférences

MM. VILLERMAUX	Génie chimique	GERL	Physique (Mines)
METCHE	Biochimie appliquée (Brasserie)	ROQUES	Chimie minérale
BAUMANN	Physique 1 ^{er} Cycle	FERRIER	Mathématiques
DURAND	Physique	GILORMINI	Mécanique flui. ISIN
GRANGE	Physique (ISIN)	HILY	Mathématiques P.C.
BAVEREZ	Chimie (ENSIC)	CASTRO	Chimie organique
CHAMBON	Exploitation minière (Mines)	DEKHEIMER	Botanique
HUSSON	Physique (ENSEM)	NOVERRAZ	Mathématiques
WEISSLINGER	Physique	TOURET	Géologie
		N....	Maths appliquées
		N....	Mathématiques

N....	Mathématiques	N....	Laiterie (Ecole Lait.)
N....	Mathématiques	N....	Chimie organique
N....	Physiologie animale	N....	Maths appliquées.
N....	Chimie (ENSIC)		

Chargés d'enseignement

MM. AMARIGLIO, COMBURE, DAVRAINVILLE, GIRARDEAU, OVAERT, BUYER, WEBER, PUJOL, SCHREIRER.

Au seuil de cet exposé, il nous est particulièrement agréable d'adresser l'expression de notre vive reconnaissance à toutes les personnes qui nous ont encouragé et nous ont aidé à accomplir ce travail et plus particulièrement :

à M. le Professeur F. MANGENOT, qui a bien voulu nous accorder le privilège de travailler sous sa direction et nous prodiguer ses précieux conseils. Nous avons constamment trouvé auprès de lui un accueil chaleureux et un soutien moral qui nous ont été d'un précieux secours. Nous avons contracté envers lui une dette de reconnaissance dont nous ne saurions nous acquitter.

à M. le Professeur G. LEMKE qui nous a fait l'honneur de faire partie de ce Jury de thèse et de nous en proposer le second sujet. Ses suggestions avisées nous furent très profitables.

à M. le Professeur J. GARNIER qui a bien voulu examiner ce travail et accepter de faire partie de ce Jury.

à M. le Professeur M. METCHE qui nous a témoigné beaucoup de bienveillance et donné de précieux conseils. Nous sommes très sensible à l'intérêt qu'il porte à ce travail en acceptant de le juger.

à M. le Professeur C. DELAMARE DEBOUTEVILLE, Directeur de la RCP 40 du CNRS, qui a mis à notre disposition un poste météorologique et qui veut bien prendre en charge l'impression de cette thèse.

à nos excellents collègues et amis, MM. O. REISINGER et E. KIFFER qui ont bien voulu déterminer et contrôler une partie de nos champignons, ainsi que M. G. VANNIER pour son aide désintéressée.

à M. A. WILHELM qui s'est chargé des relevés météorologiques ainsi qu'aux propriétaires qui ont aimablement mis leur terrain à notre disposition pour la durée de l'expérience.

à nos collègues et amis des différentes disciplines scientifiques que nous avons mis à contribution.

Enfin nous n'oublierons pas M. A. GALAN qui avec dévouement et amitié, a allégé bien souvent notre tâche matérielle.

SOMMAIRE

I. INTRODUCTION.....	1
II. DESCRIPTION DES STATIONS.....	2
1) Localisation des stations.....	2
2) Caractéristiques floristiques.....	3
3) Caractéristiques pédologiques.....	4
III. CONDITIONS CLIMATIQUES DANS NOS STATIONS.....	7
1) Précipitations et degré hygrométrique de l'air.....	7
2) Températures.....	12
IV. PRODUCTION PRIMAIRE.....	13
A. TECHNIQUES.....	13
B. RESULTATS.....	13
1) Production primaire totale.....	13
2) Périodes de production.....	13
V. DECOMPOSITION DES LITIÈRES.....	22
A. MATERIEL ET METHODES.....	22
1) Nature.....	22
a) Définition des strates.....	22
b) Préparation des sachets.....	23
2) Laboratoire.....	23
a) Préparation des pots d'incubation.....	24
b) Matériel végétal.....	25
c) Mode opératoire.....	25
3) Présentation des résultats.....	25
B. RESULTATS.....	27
1) Durée de la décomposition.....	27
2) Vitesse de décomposition.....	27
a) Nature.....	27
b) Laboratoire.....	32
VI. L'EAU ET LA STRATE HERBACÉE.....	37
A. MATERIEL ET METHODES.....	38
1) Retention d'eau.....	38
a) Laboratoire.....	38
b) Nature.....	38
2) Evaporation.....	38

B. RESULTATS.....	40
1) Retention d'eau par la Mousse et la Graminée.....	41
a) Conditions expérimentales.....	41
b) Conditions naturelles.....	42
2) Pertes d'eau par évaporation.....	42
C. CONCLUSIONS.....	42
VII. MICROFLORE.....	42
A. TECHNIQUES D'ETUDE.....	42
1) Récoltes.....	42
2) Observations des cultures.....	42
3) Expression des résultats.....	42
B. MICROFLORE TOTALE.....	42
1) Nature.....	42
a) Fragments verts.....	42
b) Fragments bruns.....	42
c) Fragments "sol".....	42
d) pH.....	42
2) Laboratoire.....	42
a) Microflore totale.....	42
b) pH.....	42
3) Conclusions.....	42
C. MYCOFLORE.....	42
1) <u>Pseudoscleropodium purum</u>	42
2) <u>Brachypodium pinnatum</u>	42
a) Fragments stérilisés en surface.....	42
b) Observation directe et fragment non stérilisé en surface.....	42
3) Conclusions.....	42
VIII. INTERACTION DES CHAMPIGNONS.....	42
A. MATERIEL ET METHODES.....	42
1) Matériel.....	42
2) Méthodes.....	42
a) Vitesse de croissance.....	42
b) Interaction des champignons.....	42
B. RESULTATS.....	42
1) Vitesse de croissance.....	42
2) Interaction.....	42
C. CONCLUSIONS.....	42

IX. ACTION DES EXTRAITS AQUEUX DE MOUSSE ET DE BRACHYPODE SUR DIVERS CHAMPIGNONS.....

A. MATERIEL ET METHODES.....	84
1) Milieux de culture.....	84
a) Milieux liquides.....	
b) Milieux solides.....	
2) Cultures et microorganismes utilisés.....	85
3) Expression des résultats.....	
B. RESULTATS.....	85
1) <u>Chrysosporium pannorum</u>	85
2) <u>Penicillium spinulosum</u>	86
3) <u>Mortierella ramanniana</u>	86
4) <u>Chaetomium indicum</u>	86
5) <u>Stachybotrys chartarum</u>	87
6) <u>Trichoderma viride</u>	87
7) <u>Chaetomium globosum</u>	87
8) <u>Alternaria tenuis</u>	87
9) <u>Cladosporium herbarum</u>	90
10) <u>Acremonium atra</u>	90
11) <u>Aureobasidium pullulans</u>	91
12) Action des extraits aqueux de Mousse sur la microflore totale d'un sol.....	91
C. CONCLUSIONS.....	91

X. DECOMPOSITION DE LA MOUSSE ET DE LA GRAMINEE PAR CERTAINS CHAMPIGNONS EN CULTURE PURE.....

A. MATERIEL ET METHODES.....	92
1) Pertes de poids et analyses chimiques.....	92
a) Matériel végétal.....	95
b) Méthodes.....	95
2) Observations au microscope électronique à transmission...96	
B. RESULTATS.....	96
1) Brachypode vert.....	96
a) Pertes de poids.....	97
b) Disparition de certaines catégories de substances.....99	
2) Brachypode brun.....	99
a) Pertes de poids.....	99
b) Disparition de certaines catégories de substances.....99	

3) Mousse verte.....	1
a) Perte de poids.....	1
b) Disparition de certaines catégories de substances.....	1
4) Mousse brune.....	1
a) Pertes de poids.....	1
b) Disparition de certaines catégories de substances.....	1
5) Mousse "bleu".....	1
a) Pertes de poids.....	1
b) Disparition de certaines catégories de substances.....	1
6) Observations au microscope électronique à transmission.....	1
C. CONCLUSIONS.....	1
XI. RESISTANCE DES MOUSSES A LA DECOMPOSITION MICROBIENNE.....	1
INHIBITION DE LA CELLULOSE.....	1
A. MATERIEL ET METHODES.....	1
1) Choix du microorganisme.....	1
2) Extraction de la substance active.....	1
3) Obtention du filtrat de culture.....	1
4) Test d'activité du filtrat de culture.....	1
a) Vérification de l'activité.....	1
b) Action du filtrat en présence de "Sphagnol" et de Mousses.....	1
5) Influence de l'extraction à la soude	1
6) Mise en évidence du facteur C_1 dans le filtrat.....	1
B. RESULTATS.....	1
1) Importance de l'extrait soude.....	1
2) Action du "Sphagnol" sur la croissance de <u>T. viride</u>	1
3) Action du "Sphagnol" sur le filtrat de culture.....	1
4) Action du filtrat de culture sur les Mousses.....	1
C. CONCLUSIONS.....	1
XII. RECHERCHE DES SUBSTANCES INHIBANT LA CELLULOSE CHEZ	
<u>PS. PURUM</u>	1
A. MATERIEL ET METHODES.....	1
1) Matériel.....	1
2) Extractions.....	1
3) Purification du précipité (P).....	1
4) Analyses.....	1
B. RESULTATS.....	1

1) Activité des extraits A(3), B(3) et du précipité (P).....	12
2) Analyse chromatographique des extraits A(2) et A(3).....	12
3) Analyse chromatographique du produit de dégradation du précipité (P').....	
4) Nature du précipité (P').....	
5) Vérification de l'action de l'acide p-coumarique et p-hydroxybenzoïque sur la cellulolyse.....	
C. CONCLUSIONS.....	11
XIII. CONCLUSIONS GENERALES.....	1
XIV. RESUME.....	1
XV. BIBLIOGRAPHIE.....	14

I. INTRODUCTION.

Les études de production primaire des végétaux terrestres concernent surtout les arbres (Möller 1945, Kendrick 1959)*, les espèces cultivées (Boysen Jensen 1949) ou certains groupements très particuliers tels que ceux à Phragmites ou à Pteridium (Pearsall et Gorham 1956). De rares auteurs ont étudié l'influence des facteurs climatiques sur la croissance et la production des Bryophytes (Tamm 1950, Bodin et Nauwerck 1968, Tarkhova 1969).

D'autre part l'étude de la microflore des Mousses est fort réduite et concerne essentiellement les Sphaignes (Reuter 1957, Poschenrieder et Beck 1958, Puffe et Grosse-Brauckmann 1963, Chastukhin 1967, Le Borgne et al 1967). Dans le même ordre d'idées, nous citerons également les travaux de Racovitza (1959) sur la systématique et la biologie des champignons bryophiles. A notre connaissance il n'existe pas d'étude sur la succession des espèces fongiques au cours de la décomposition des Eubrya. Cette lacune résulte certainement de la difficulté de détermination des Mousses et de la rareté des champignons sur ces plantes.

Ainsi en suivant la croissance et la décomposition d'une Bryophyte: Pseudoscleropodium purum nous avons estimé pouvoir apporter à la connaissance de ces phénomènes et plus particulièrement la production primaire, la vitesse de décomposition, le problème de la résistance à la décomposition des Mousses et la spécificité de la microflore des litières des données nouvelles.

* Des travaux sur la productivité des communautés terrestres sont actuellement en cours, comme en témoigne le compte-rendu d'activité de la participation française pour l'année 1969 au programme biologique international.

II. DESCRIPTION DES STATIONS.

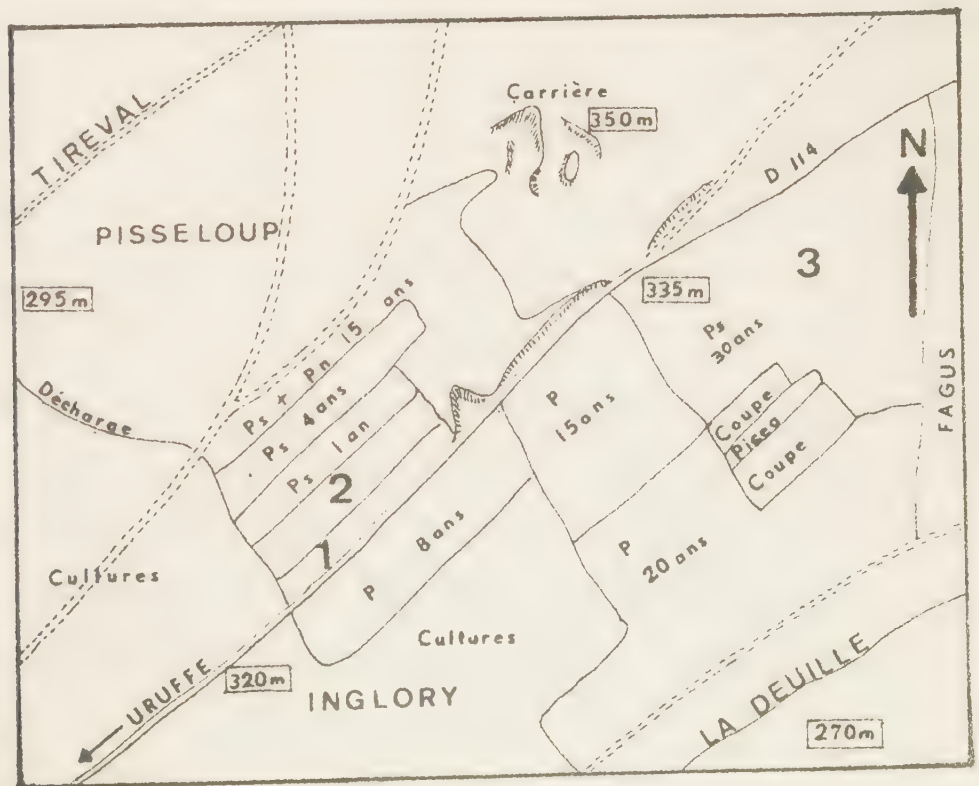
1) Localisation des stations

Les stations que nous avons exploitées sont situées sur l'un des flancs des côtes de la Meuse, exposé au sud et à proximité de la commune d'Uruffe (Sept kilomètres au sud de Vaucouleurs).

L'altitude moyenne est de l'ordre de 330m et la pente de 10 à 20%.
Trois parcelles de 10 x 40m furent étudiées (Figure 1):

- Station 1: en bordure de la route départementale 114, avec Pins silvestres de 4 à 5 ans environ.
- Station 2: le long de la précédente, avec Pins silvestres de 10 à 15 ans.
- Station 3: à 200m au N-E des précédentes, avec Pins silvestres de 25 à 30 ans.

Figure 1: localisation des stations. P: Pinus nigra, Ps: Pinus silvestris.



2) Caractéristiques floristiques.

Les relevés phytosociologiques ont été effectués en Juillet 1966, selon les méthodes de Braun-Blanquet (1932). Les chiffres romains correspondent à la présence P:

- V : espèce présente dans plus de 80% des relevés, constante.
- IV: " " " 60 à 80% des cas.
- III: " " " 40 à 60% " "
- II: " " " 20 à 40% " "
- I : " accidentelle, présente dans moins de 20% des cas.

Les chiffres arabes indiquent le coefficient d'abondance dominance, ou quantité :

- 5 : individus recouvrant plus des 3/4 de la surface.
- 4 : " " de 1/3 à 3/4 " " "
- 3 : " " de 1/4 à 1/2 " " "
- 2 : " " au moins 1/20 de la surface.
- 1 : " peu nombreux, avec un degré de recouvrement faible
- + : " solitaires.

Les résultats sont consignés dans le tableau 1. La strate arbustive est peu importante dans la station 1: Genista pilosa et Rubus fruticosus, ce dernier étant un colonisateur primaire des pelouses. Sous les Pins de 15 ans nous voyons déjà apparaître des espèces du Prunetalia : Cornus sanguinea, Crataegus monogyna, Viburnum lantana et Rosa canina. Dans la station 3, en même temps que certaines espèces caractérisant les pelouses ou les fruticées, croissent des espèces de forêt comme Sorbus aria, S. torminalis, Lonicera xylosteum et Fagus silvatica. Cette strate arbustive indique une évolution allant de la pelouse vers la hêtraie qui est le climax dans cette région.

Tableau 1 : flore des trois stations d'Uruffe.

<u>Hypnum arcuatum</u> Lindb.	-	-	-	+	-	-	I	0										0	
<u>Pseudoscleropodium</u> <u>purum</u> (Hedw.) Fleisch.							0	IV	2	+	1	+		4	3	4	2	5	V
<u>Desmaziereella</u> <u>triflora</u> Warnst.							0	1	-	-	-	-	1	+	-	-	1	-	II
<u>Hylocomium splendens</u> B.P.							0	0					0	-	-	-	-	-	I
<u>Dicranum scoparium</u> Hedw.							0	0					0	+	-	-	-	-	I

Les résultats sont confirmés par l'apparition de plantes de sous-bois de plus en plus nombreuses dans la station la plus ancienne: 9 espèces différentes dans la station la plus âgée contre 4 dans la station intermédiaire et aucune dans la station la plus jeune. Dans cette dernière les plantes de prairie sont abondantes, en particulier Arrhenatherum elatius. Elles diminuent en nombre dans la station 2 pour disparaître totalement sous les Pins de 30 ans. Cet appauvrissement concerne également les plantes de la pelouse: Hieracium pilosella et Thymus serpyllum disparaissent, Bromus erectus très abondant dans les deux premières stations se retrouve accidentellement dans la dernière. Mais par contre Brachypodium pinnatum envahit progressivement le sous-bois, au point de recouvrir près de 85% de la surface du sol dans la station 3, en compagnie d'une Mousse: Pseudoscleropodium purum.

L'évolution de la strate herbacée de nos stations se traduit par un appauvrissement très marqué du nombre des espèces et par l'importance croissante de la Graminée et de la Bryophyte précédemment citées.

C'est cette constatation qui nous a conduit à nous intéresser tout particulièrement à l'importance écologique de ces deux plantes.

3) Caractéristiques pédologiques.

20 prélèvements entre 0 et 15cm, casualisés au préalable, sont effectués dans chacune des trois stations. Les échantillons provenant de chaque station sont ensuite mélangés. Les résultats des diverses analyses figurent dans le tableau 2.

Tableau 2 : analyse des sols des trois stations.

Stations	pH	Argile	Limon fin	Limon grossier	Sable fin	Sable grossier	Matière organique	CaCO ₃
1	7,8	3,5	34,1	11,8	9,6	29,0	7,0	55,5
2	7,7	3,5	40,3	6,5	8,1	26,8	7,5	55,0
3	7,7	3,1	34,5	14,8	7,7	25,5	10,1	54,0

Stations	Ca	Mg	K	S	T	S/T	C	N	C/N
1	Sat.	0,72	0,34	Sat.	19,7	Sat.	3,50	0,305	11,4
2	Sat.	0,72	0,36	Sat.	15,6	Sat.	3,75	0,304	12,3
3	Sat.	0,85	0,40	Sat.	25,0	Sat.	5,05	0,330	15,3

Les résultats sont donnés par rapport au sol sec à l'air. La granulométrie, CaCO₃, C et N sont exprimés en %. Ca, Mg, K et T en meq./100g.

Par comparaison avec les tableaux de Duchaufour (1957) nos sols s'apparentent à des rendzines.

Des dosages d'acides humiques et fulviques (selon Duchaufour 1960), le C et de N dans des sols supportant soit du Brachypode, soit de la Mousse, soit aucune de ces deux plantes nous ont donné les résultats suivants:

Tableau 3 : pH, dosages de C, N et des acides humiques et fulviques.

Stations	pH	C	N	C/N	Ac.humiques	Ac.fulviques
1 sol nu	7,8	2,53	0,205	9,3	2,7	1,4
2 sol nu	7,9	2,40	0,241	10,0	1,2	2,7
2+Brachypode	7,7	3,02	0,294	10,3	3,2	2,4
2+Mousse	7,7	2,42	0,241	10,0	2,0	2,9
3 sol nu	7,6	3,92	0,252	15,6	2,6	1,7
3+Brachypode	7,6	4,50	0,262	17,3	4,0	3,5
3+Mousse	7,6	4,10	0,283	15,0	2,3	2,9

C et N sont exprimés en % par rapport au sol sec à l'air, les acides humiques et fulviques en mg/g de sol.

Le pH ne varie que très peu, par contre le C augmente dans la station 3 et il est toujours plus abondant sous le Brachypode que sous la Mousse. Il en est de même des acides humiques.

III. CONDITIONS CLIMATIQUES DANS NOS STATIONS *

1) Précipitations et degré hygrométrique de l'air. (Graph. 1 et

Les précipitations sont mesurées à l'aide d'un pluviomètre type association. L'enregistrement de l'humidité relative de l'air a été effectué par un hygrographe à cheveux.

Les précipitations sont très uniformes durant l'année 1966. Seules celles de Juin, Août et Décembre sont nettement plus importantes, ceci étant en relation avec la fréquence des orages pour les deux premiers mois cités et avec d'importantes chutes de neige pour le dernier. En 1967, elles sont plus conformes à la norme. Les mois du printemps et de l'automne sont les plus arrosés. Il faut signaler que l'altitude moyenne de nos stations étant de l'ordre de 330m, la neige persiste en général durant deux mois.

En ce qui concerne le degré hygrométrique de l'air, les moyennes des maxima sont toujours proches de 100%. Une période plus sèche se situe en Avril, surtout en 1967. Les moyennes des minima sont par contre beaucoup plus variables et sont comprises entre 30 et 50% de Février à Novembre, ce qui entraîne des amplitudes très importantes, de l'ordre de 60%. Par contre de Novembre à Février ces amplitudes sont réduites : 10 - 20%.

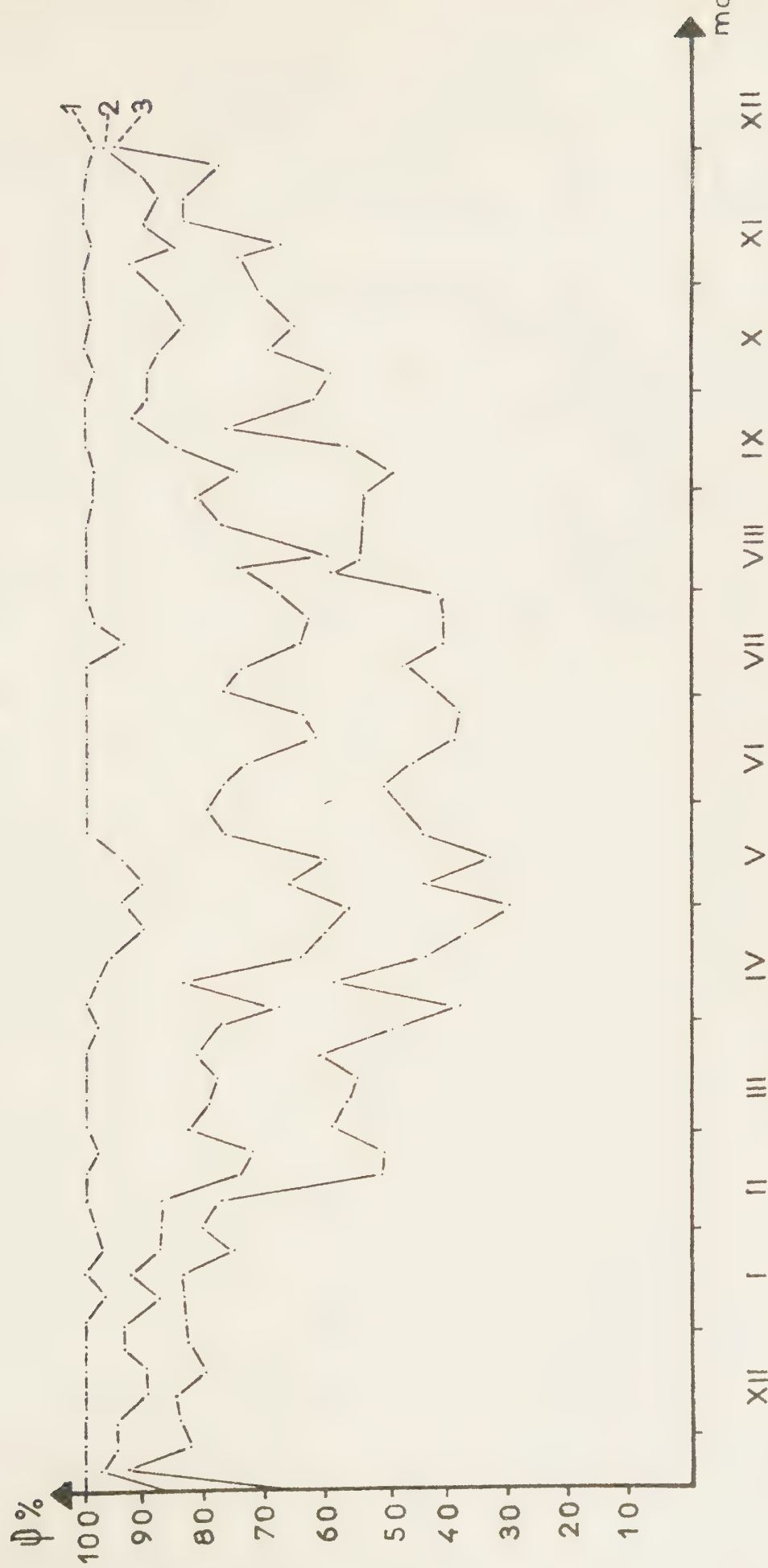
* Notre poste météorologique et l'exploitation des données climatiques sont conformes à ceux des autres stations RCP 40 (Vannier 1970).

Graphique 1: Pluviométrie en litres/m². Cycles annuels:

Janvier 1966 - Décembre 1966

Janvier 1967 - Décembre 1967





Graphique 2 : Hygrométrie de l'air sous abri. Cycle annuel: Décembre 1966 - Décembre 1967.

1: Moyenne des maxima 2: Moyenne vraie 3: Moyenne des minima

2) Températures (Graph. 3 et 4).

Elles ont été obtenues sous abri à l'aide d'un thermographe et pour les températures du sol, grâce à un triple-thermographe à sondes.

Les températures sous abri varient de -5°C à $+25^{\circ}\text{C}$, les périodes les plus froides se situant en Janvier et Février et les plus chaudes en Juillet. Les amplitudes de variation qui sont de 10 à 20°C sous abri, ne sont plus que de 2 à 4°C à -5cm . Si l'allure générale des courbes reste la même dans le sol, les variations sont beaucoup moins rapides et rendent les conditions plus favorables au développement des microorganismes.

Graphique 3 : Température sous abri et à la surface du sol

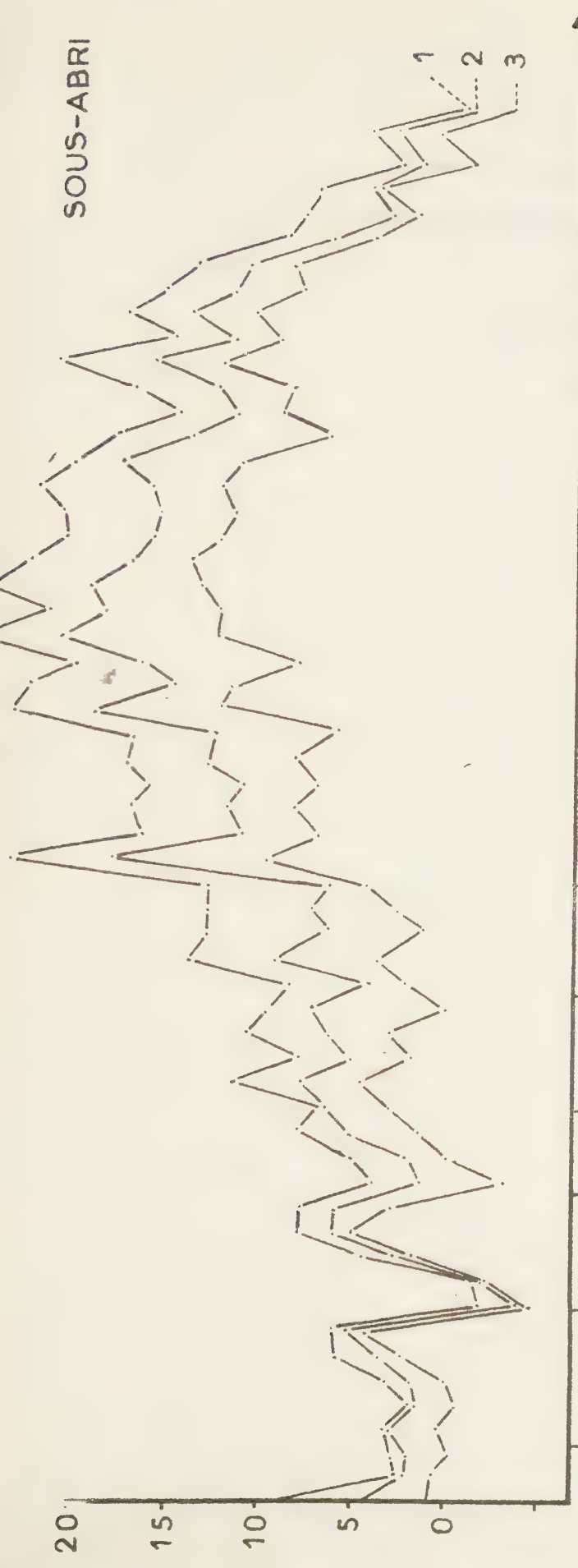
Cycle annuel : Décembre 1966 - Décembre 1967

1: Moyenne des maxima

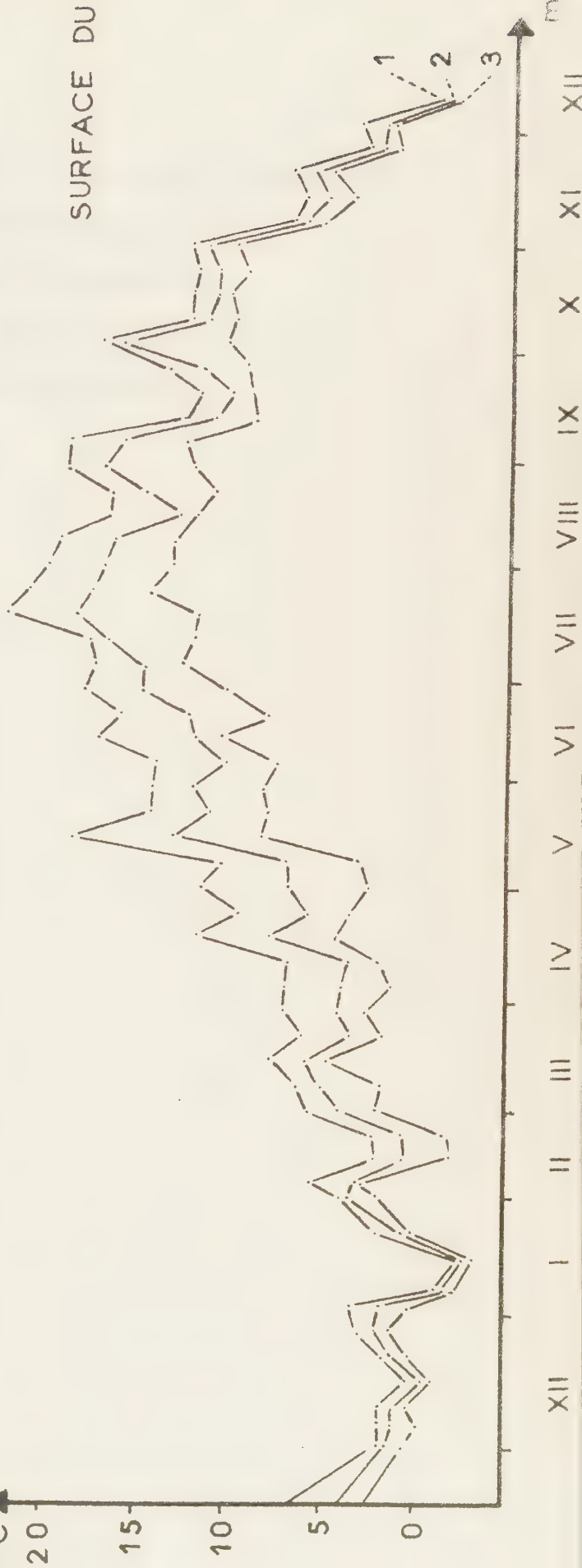
2: Moyenne vraie

3: Moyenne des minima

SOUS-ABRI



SURFACE DU SO



Graphique 4: Température du sol à -5 et à -10cm.

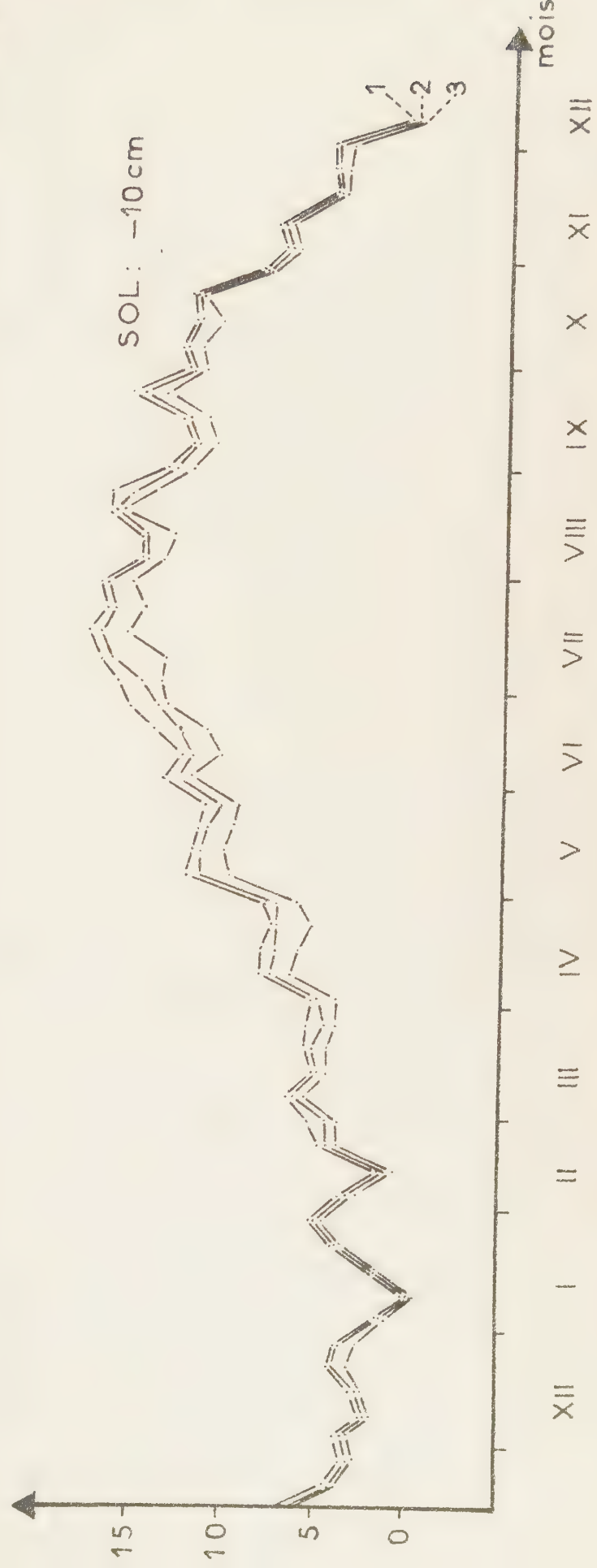
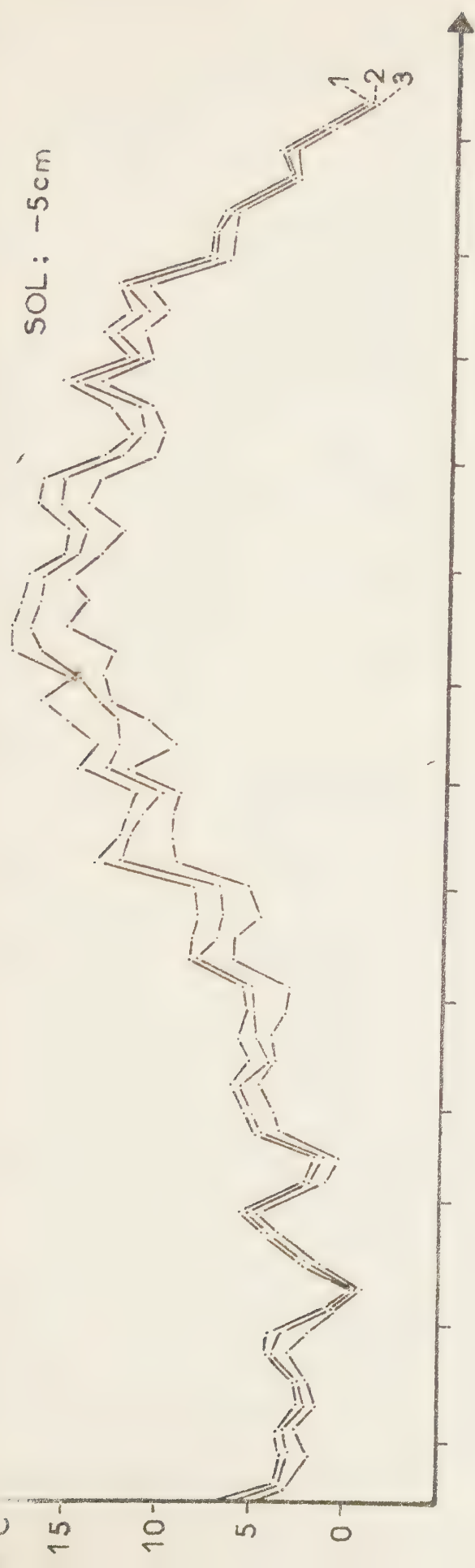
Cycle annuel : Décembre 1966 - Décembre 1967.

1: Moyenne des maxima

2: Moyenne vraie

3: Moyenne des minima

0 C'



IV. PRODUCTION PRIMAIRE.

Le recouvrement du sol par la Bryophyte est important: 85% dans la station 3. De ce fait il nous a semblé intéressant de connaître sa production primaire et de la comparer à celles de la Graminée et du Pin vivant au même endroit. Les études concernant ces trois plantes ont été réalisées de Mars 1967 à Février 1968. Les résultats de ces travaux ont fait l'objet de deux publications (Kilbertus 1968a - 1970a). Dans le cas particulier de la Mousse, les recherches se sont poursuivies jusqu'au début de 69, afin de confirmer les chiffres obtenus précédemment.

A. TECHNIQUES.

Dix tamis de 25 x 25cm, constitués d'un cadre en bois sur lequel est tendu un treillis de fibre de verre plastifiée, sont disposés au hasard sur la parcelle de la station 3, la seule possédant une strate muscinale homogène. La dimension des mailles du tamis est de 1 x 1mm (Fig.2).

Deux opérations sont effectuées sur ces dispositifs :

- Pour évaluer les vitesses de croissance, la longueur des fragments de Mousse ayant traversé les mailles du tamis est mesurée à la fin de chaque mois (Fig.3).
- Dans le cas de la production primaire, après une année, ces

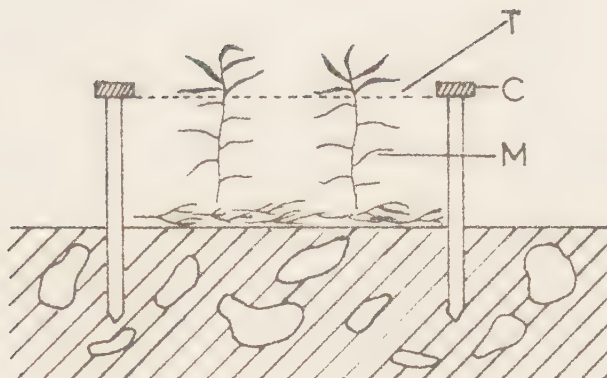


Figure 2 : schéma d'un tamis. T: tamis , C: cadre , M: Mousses.

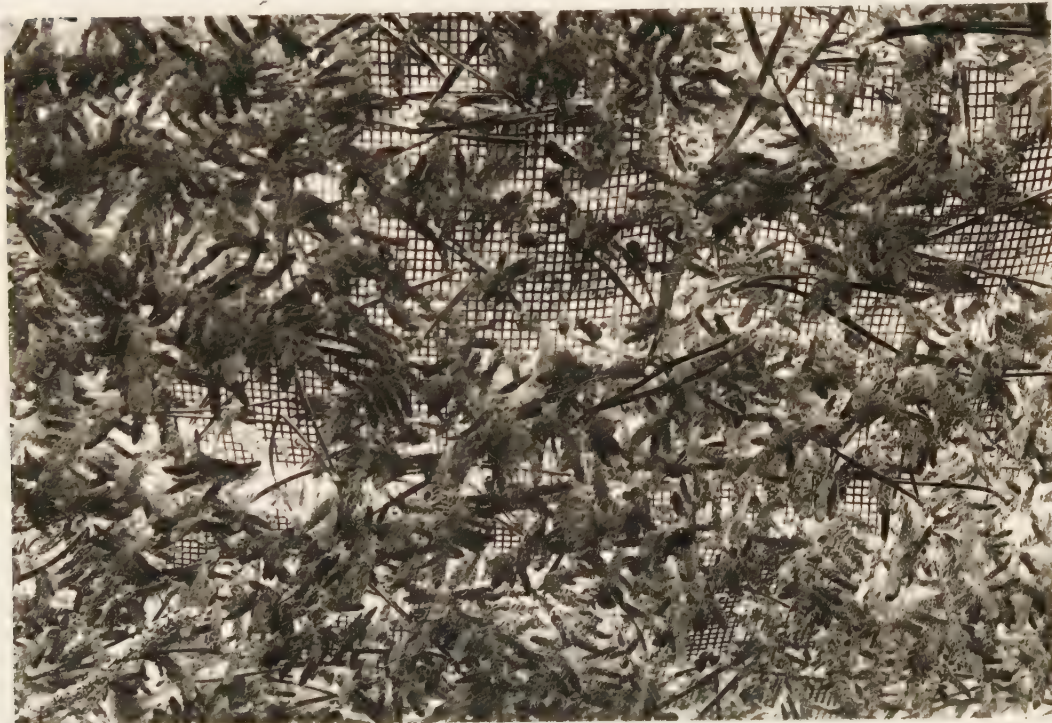


Figure 3 : fragments de Mousses ayant traversé les mailles d'un tamis.

fragments sont coupés et pesés. Connaissant le poids de Mousse produit en un an sur des surfaces déterminées, on peut en déduire la production primaire totale. Cependant seuls les individus se présentant bien sous les mailles du tamis le traversent. C'est pourquoi nous avons compté (Kilbertus 1968a) le nombre de pousses par unité de surface (25 x 25cm) afin d'avoir une idée précise de la production primaire annuelle, et nous avons obtenu un chiffre de 367,9 individus.

B. RESULTATS.

1) Production primaire totale.

Une année après l'installation des tamis, les parties de Mousse dépassant les mailles sont prélevées et pesées. Les résultats sont consignés dans les tableaux 4 et 5.

Tableau 4 : Production primaire totale. Période 1967 - 1968.

Tamis	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
N	172	135	121	81	173	114	135	157	150	63
P	906	725	500	414	1915	871	119	1065	1000	334
M	5,62	5,15	4,84	5,23	9,99	7,64	1,34	7,75	6,18	1,7

N: nombre d'individus

N total : 1285

P: poids total en mg

Moyenne générale pour un

M: moyenne en mg par individu

individu : 6,68mg.

Tableau 5 : Production primaire totale. Période 1967 - 1968.

Tamis	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
N	-	140	128	231	155	-	125	150	60	-
P	-	777	962	1485	832	-	904	870	526	-
M	-	5,55	7,52	6,43	5,44	-	7,23	6,25	6,82	-

N total : 987

Moyenne générale pour un individu : 6,39mg.

Connaissant le nombre d'individus et leur poids, nous avons pu en déduire le poids d'un seul individu: 6,68mg pour la période 1966 - 1967 et 6,39mg pour 1967 - 1968. Compte tenu du nombre d'individus par unité de surface (367,9 - Kilbertus 1968a) et du poids moyen précédemment obtenu, nous avons pour les périodes correspondantes une production annuelle de $39,33\text{g/m}^2$ et $37,77\text{g/m}^2$.

De 1966 à 1967 nous avons étudié, en même temps que la production primaire des Mousses, celles des parties aériennes du Pin sylvestre et du Brachypode (Kilbertus 1970a). La quantité de matière élaborée par la Mousse en une année ($39,33\text{g/m}^2$) correspond à 8,17% de la quantité totale de litière produite par le Pin durant la même période (aiguilles, cônes, branches et brindilles: 489g/m^2) et 13,02% de la production annuelle d'aiguilles (307g/m^2). Par rapport au Pin celle du Brachypode représente respectivement 20,87% et 33,25%. Chaque année, de 1/4 à 1/3 de la matière organique apportée au sol est due aux feuilles de la Graminée et à la Bryophyte. Cette production ne peut être tenue comme négligeable et doit influencer de manière appréciable sur la qualité de l'humus du sol.

La production annuelle des parties aériennes de la strate herbacée d'un autre type de forêt (Chênes) a récemment été mesurée par Duvignaud (1967). Elle est proche de 58g/m^2 .

Si l'on compare nos résultats avec ceux obtenus sur d'autres Bryophytes, les chiffres observés avec Ps. purum sont proches de ceux publiés par d'autres auteurs. Tamm (1950) montre que la production annuelle d'Hylocomium proliferum est proportionnelle à l'intensité lumineuse reçue et qu'elle peut atteindre 100g/m^2 dans les conditions les plus favorables. Romose (1940) trouva 50g/m^2 . La production moyenne de Marsipella aquatica, une Bryophyte aquatique, est de $47,7\text{g/m}^2$ avec un maximum de $183,7\text{g/m}^2$. (Bodin et Nauwerck 1968).

2) Périodes de production.

La période de production de Ps. purum présente deux maxima, l'un en Mai, l'autre en Septembre, durant les deux années d'étude. C'est à ces époques que les précipitations sont les plus importantes (Graph. 5 et 6). Mais durant l'hiver, lorsque le sol est enneigé, nous constatons une diminution très importante de la croissance de la Bryophyte.

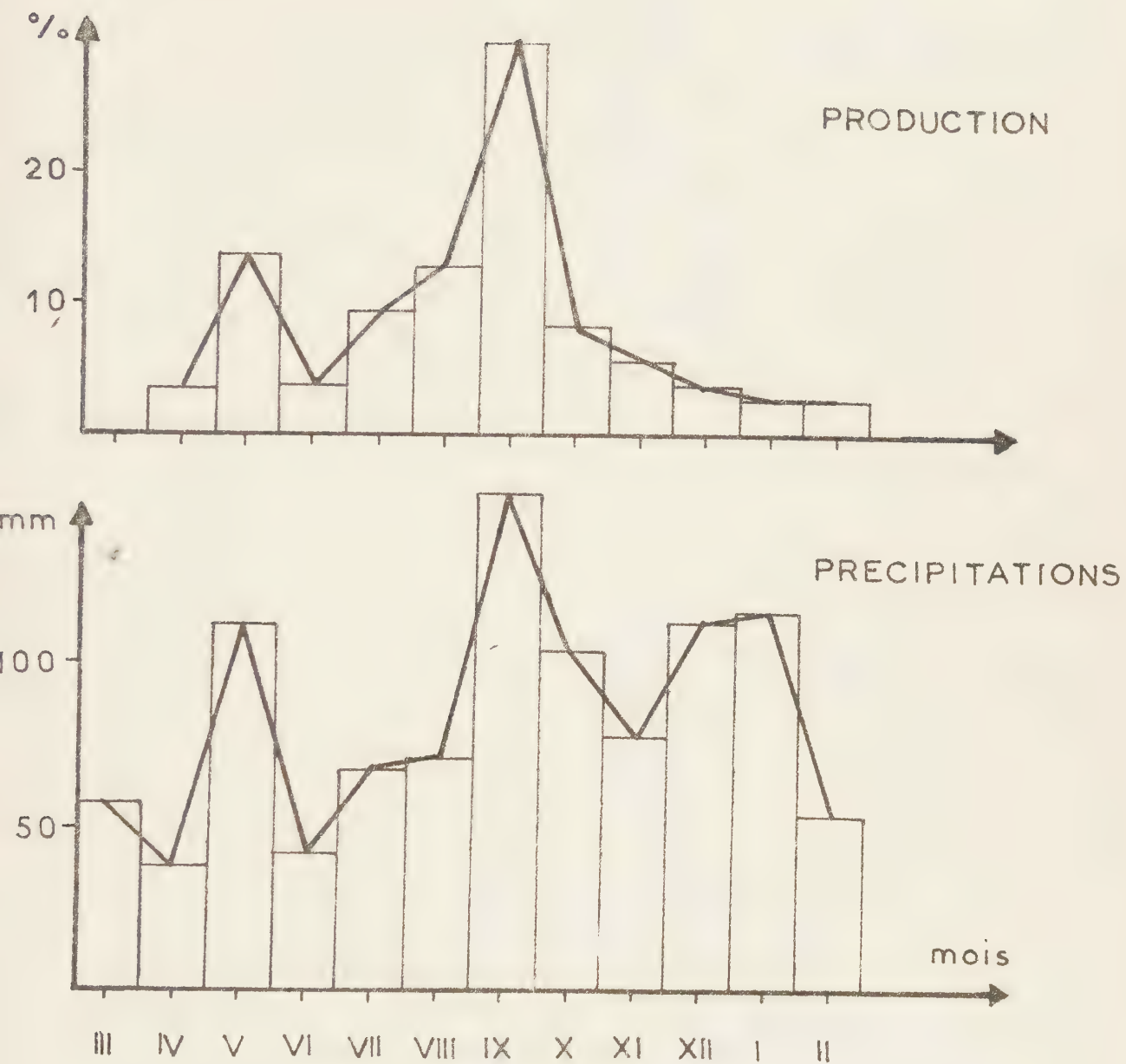
L'existence de deux périodes de croissance est en accord avec les résultats de Hagerup (1935), mais Lackner (1939) affirme que la croissance bicyclique décrite par Hagerup est exceptionnelle et que la poussée des Bryophytes se fait de façon uniforme tout au long de l'année. Romose (1940) en conditions semi-naturelles, constate également une croissance continue d'Homalothecium sericeum, mais en arrosant périodiquement avec de l'eau de pluie. Cependant plus récemment Tamm (1954) montre que cette croissance

est bicyclique. Dans notre cas les ralentissements peuvent s'expliquer de diverses façons. Ceux de Juin sont en relation avec des précipitations faibles et espacées, entrecoupées de périodes sèches. Ces dernières peuvent retarder la croissance des Mousses (Tamm 1954) et diminuer l'activité photosynthétique (Stålfelt 1937).

Les diminutions durant les mois d'hiver peuvent être attribuées à trois facteurs: la neige, l'insuffisance de lumière et les basses températures. Tamm (1954) estime que la neige n'influe pas sur la production de matière organique. Cette couverture de neige étant intermittante à Uruïte, nous pourrions également incriminer l'insuffisance de lumière. Mais dans une étude minutieuse sur la photosynthèse des Mousses forestières, Stålfelt (1937) admet que la quantité de lumière dans un tel habitat est supérieure à la demande. De ce fait la température semble être le facteur primordial avec les précipitations. Déjà en 1925, Davy de Virville, en suivant 17 espèces de Mousses démontra que des températures oscillant entre 2 et 4°C diminuaient de 4 fois par rapport à la normale le développement de ces végétaux.

Les basses températures, au début de l'année 1968, peuvent expliquer les faibles productions malgré des précipitations importantes (Graph.3). En effet, ce n'est que durant une semaine, au début d'Avril, que les moyennes vraies sont supérieures à 5°C.

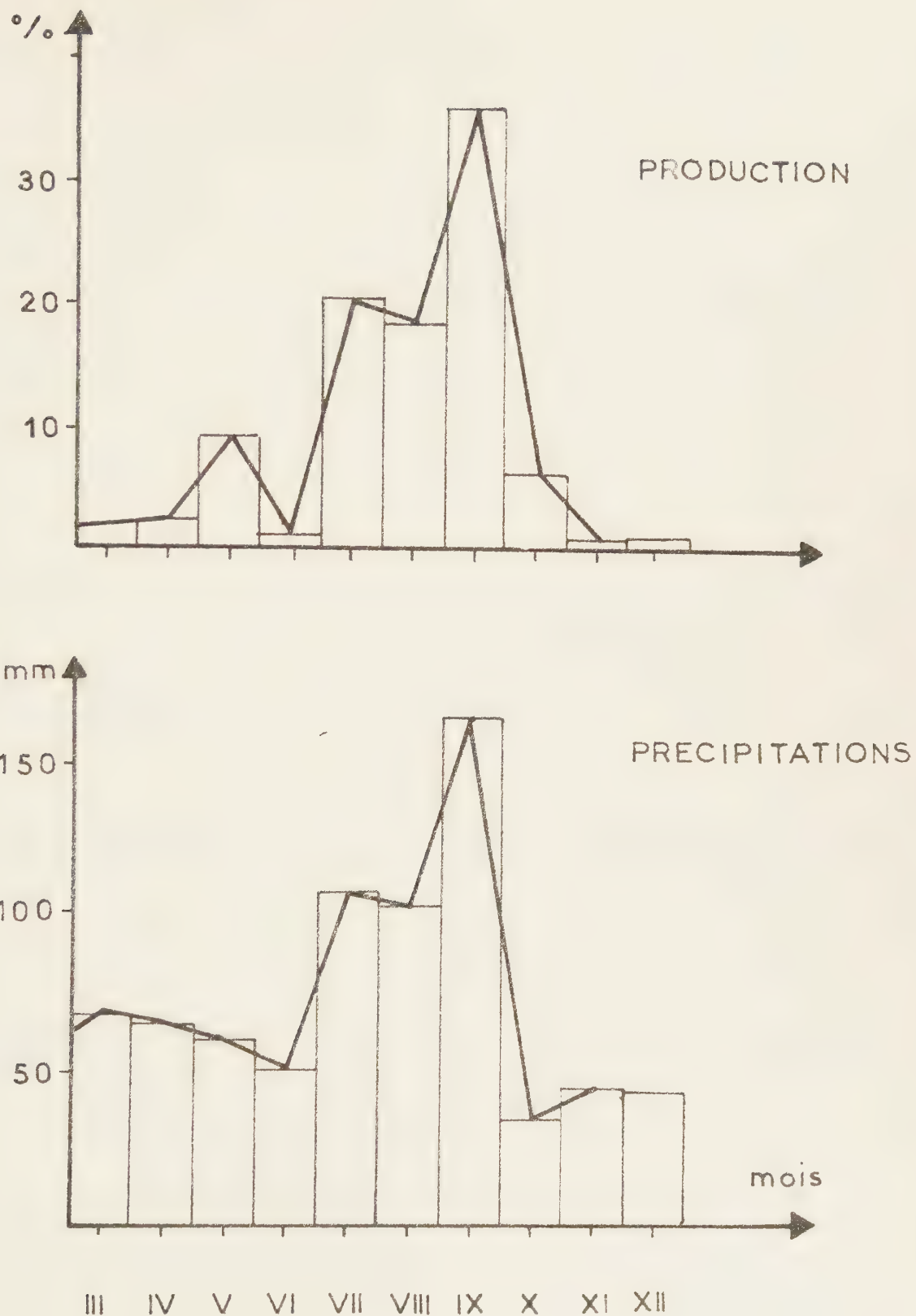
En conclusion, il apparaît que seuls deux facteurs sont susceptibles de ralentir ou d'inhiber la croissance de Ps. purum dans nos stations: les périodes de sécheresse et les basses températures.



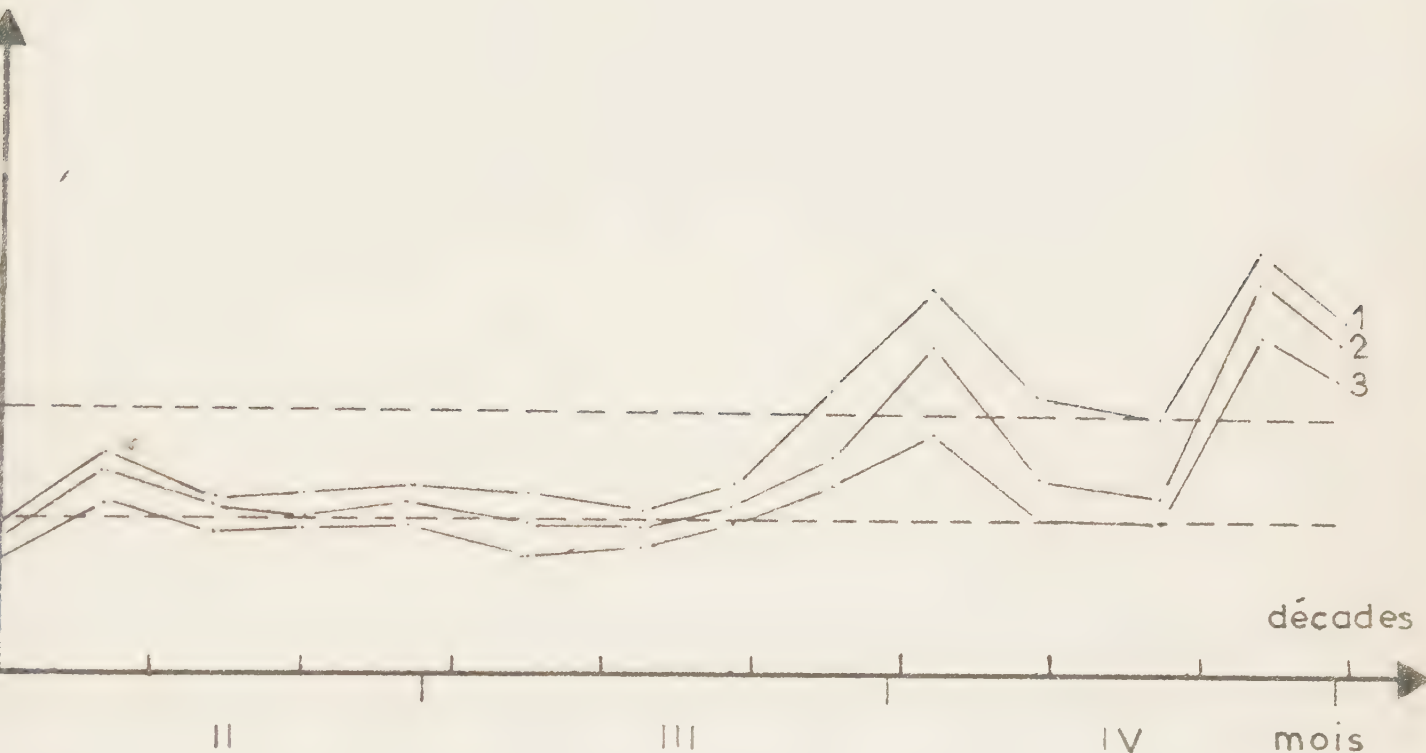
Graphique 5: Production primaire en % par rapport à la production totale.

Période allant de Mars 1967 à Février 1968

Précipitation durant les périodes correspondantes.



Graphique 6: Production primaire en % par rapport à la production totale.
Période allant de Mars 1968 à Décembre 1968.
Précipitations durant les mois correspondants.



Graphique 7: Températures à la surface du sol au cours des mois de Février, Mars et Avril 1968.

1: Moyenne des maxima

2: Moyenne vraie

3: Moyenne des minima

V. DECOMPOSITION DES LITIÈRES

La faible production primaire, apparemment en contradiction avec les tapis parfois épais de Mousses dans nos stations, nous a incité à suivre la décomposition des litières de Pseudoscleropodium purum. Seule une disparition très lente peut expliquer cette accumulation de matière organique sous les Bryophytes. Des études furent réalisées in situ (Kilbertus 1968a). Elles sont complétées ici par des travaux in vitro.

A. MATERIEL ET METHODES.

Parallèlement aux études dans la nature nous avons réalisé des incubations en laboratoire afin de vérifier l'action des grands facteurs écologiques: température, humidité et dans une certaine mesure la lumière, sur la décomposition des Bryophytes dans notre station.

1) Nature

a) Définition des strates .

La croissance continue des Mousses par leur sommet et leur décomposition par la base nous ont conduit à différencier certaines strates, afin de pouvoir apprécier la durée de la décomposition (Fig. 4) :

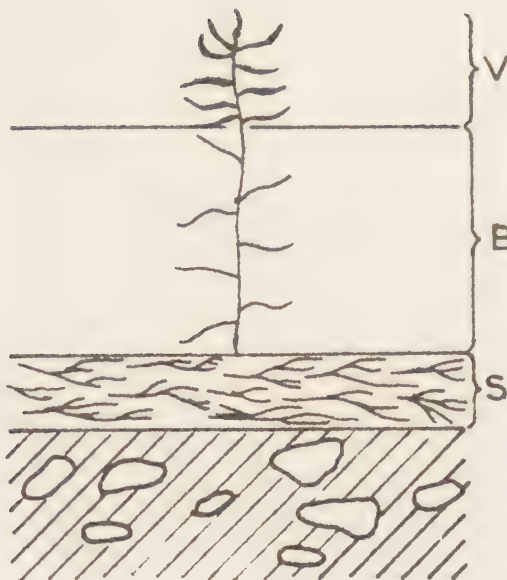


Figure 4 : Les différentes strates de Ps. purum.

V: vert; B: brun; S: sol.

- Une première partie vivante, dressée, verte, très peu contaminée par des particules de terre.
- Une deuxième, brun-jaunâtre, sénescence, mais présentant par ailleurs le même aspect que la précédente. Dans cette strate on retrouve fréquemment des particules de terre et des aiguilles de conifère.
- Une troisième, couchée, brune. Les Mousses sont ici intimement enchevêtrées, intriquées avec des fragments d'aiguilles de conifère et des brindilles. Elles sont mortes. Les plus décomposées ne présentent plus que des tiges avec la base des feuilles.

B) Préparation des sachets.

Des poids définis de matière sèche de Ps. purum sont inclus dans des sachets de tissu de verre et disposés dans la nature aux niveaux correspondant à leur stade de décomposition (Figure 4).

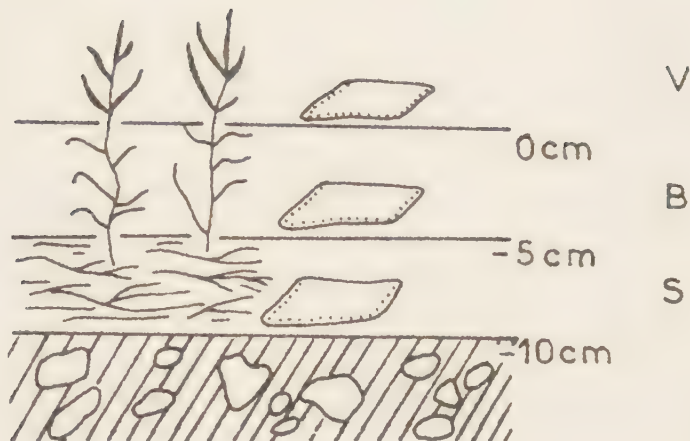


Figure 5 : Position des sachets par rapport aux différentes strates de Ps. purum . V: vert; B: brun; S: sol.

Trois sachets de chaque type sont recueillis tous les deux mois afin d'étudier leurs pertes de poids.

2) Laboratoire.

Afin de commander les conditions de température et d'humidité, des Mousses de la même année et récoltées au même moment que les précédentes sont incubées en laboratoire.

a) Préparation des pots d'incubation (Fig.6).

Ces pots sont similaires à ceux utilisés par Mangenot (1967). Ils sont constitués par des tubes en matière plastique de 100mm de diamètre. Chaque pot reçoit 500g de sable fin lavé aux acides, puis soigneusement rincé à l'eau afin d'éliminer les particules organiques. Le sable est ensuite neutralisé avec KOH à 10%.

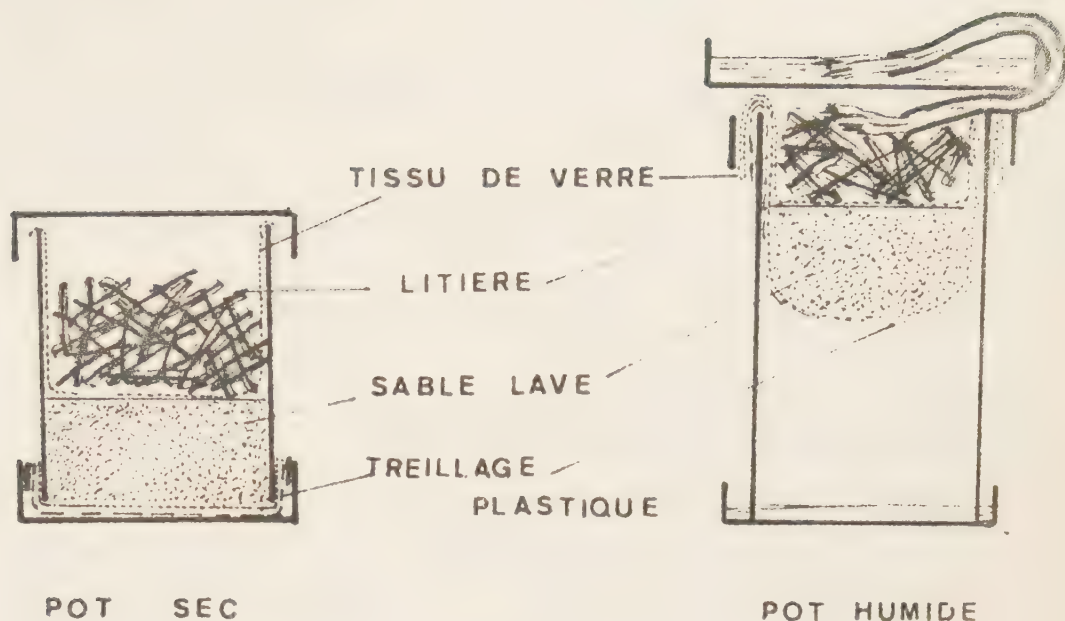


Figure 6: Dispositif expérimental utilisé, en vue d'étudier in vitro, la décomposition de Ps. purum.

Dans ce que nous avons convenu d'appeler pot humide (PH) un très lent courant d'eau maintient une humidité constante et saturante.

Dans les pots secs (PS) après calcul de l'humidité équivalente du sable, celui-ci est porté à une teneur de 50% de sa capacité de rétention en eau. Le degré d'humidité est ramené à sa valeur initiale par l'adjonction d'eau tous les 7 jours en tenant compte des prélèvements et des pertes de poids des débris végétaux. On obtient ainsi des périodes de dessèchement (peu prononcées) et de réhumidification.

b) Matériel végétal.

Des fragments des trois strates de Ps. purum sont récoltés

fin Novembre 1966. Des poids connus de Mousse (10g de matière sèche) sont déposés sur le sable dans les pots (Fig.6). Dans les pots secs les Bryophytes sont humidifiées par 4 fois leur poids d'eau.

o) Mode opératoire.

Une série de trois PS et de trois PH est placée à 5°C, une autre à 20°C. Une troisième série passe alternativement, chaque semaine, de l'étuve à 5°C à l'étuve à 20°C, et entre chaque inversion ces pots sont soumis à 12 heures d'éclairement artificiel, afin de provoquer éventuellement la fructification de certaines espèces fongiques. Une dernière série enfin, est déposée devant la fenêtre du laboratoire, afin d'obtenir des conditions d'éclairement proches de celles de la nature. Après 15 jours d'incubation, on ajoute à chaque pot 10ml de suspension de sol de notre station d'Uruffe (dilution 10^{-2}).

Tous les deux mois, l'ensemble du matériel végétal de chaque pot est pesé, un nombre déterminé de fragments est prélevé (15), afin de mesurer le poids sec de l'ensemble et de suivre l'évolution de la microflore.

3) Présentation des résultats.

Afin de simplifier l'exposé qui va suivre, les abréviations suivantes seront utilisées:

- Pots secs à 5°C : PS 5
- " " " 20°C : PS 20
- " " " 5 et 20°C : PS 5-20
- " " au laboratoire: PS 1

- Pots humides à 5°C : PH 5
- " " " 20°C : PH 20
- " " " 5 - 20°C : PH 5-20
- " " du laboratoire : PH 1

Les fragments de Mousses: vert : V
 brun : B
 sol : S

B. RESULTATS.

1) Durée de la décomposition.

C'est l'allongement annuel de Ps. purum qui est utilisé. Il est rapporté à la longueur des fragments de chaque strate et nous permet de calculer la durée de la décomposition. Les résultats sont exposés dans les tableaux suivants:

Tableau 6 : Production annuelle 1966 - 1967.

Tamis	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
N	172	139	121	81	173	114	155	137	130	63
L	2,10	1,93	1,90	2,12	2,12	2,20	2,57	2,57	2,57	1,88

N : nombre d'individus mesurés

L : longueur moyenne en cm produite en une année

Nombre total d'individus mesurés : 1285

Moyenne générale : 2,15

Tableau 7 : Production annuelle 1967 - 1968.

Tamis	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
N	-	140	128	231	153	-	125	130	80	-
L	-	1,93	2,30	2,05	2,32	-	1,80	2,16	2,16	-

Nombre total d'individus mesurés: 987
Moyenne générale: 2,10cm

La longueur annuelle produite est donc de 2,15cm pour la période 1966-1967 et de 2,10cm pour 1967-1968.

Connaissant la longueur moyenne des trois parties de la Bryophyte et celle produite en une année, nous avons pu, en faisant le rapport, calculer les temps de passage dans chacune des strates. La Mousse reste verte $1\frac{1}{2}$ an, ensuite elle entre en sénescence. La durée de la strate brune est proche de 3 ans et celle de la strate sol de un an. Le temps de passage total est de l'ordre de 5,20 années (Tableau 8).

Tableau 8 : Longueurs des différentes fractions et temps de passage dans les trois strates.

	l_1	l_2	l_3
Longueur totale de tous les individus mesurés	306,0	600,2	217,8
Nombre d'individus mesurés	100	100	100
Moyenne	3,06	6,00	2,17
$1/L_1$ = temps de passage en années	1,42	2,78	1,00
$1/L_2$ = temps de passage en années	1,45	2,85	1,03

l_1 : longueur de la partie verte
 l_2 : longueur de la partie brune
 l_3 : longueur de la partie sol

L_1 : longueur produite de 1966 à 1967 (2,15cm)
 L_2 : longueur produite de 1967 à 1968 (2,10cm)

Peu d'auteurs ont estimé la durée totale de la décomposition d'une partie ou de la plante entière. Il faut dix ans environ pour que les aiguilles de Pin sylvestre disparaissent dans la forêt de Delamere dans le Cheshire (Kendrick 1959), mais ces travaux ont

été réalisés sur mor alors que le sol de notre station est une rendzine. Les expériences de Guittet (1966) faites sur terrain neutre avec gravillons calcaires semble^r confirmer ce chiffre de 10 ans. Cependant dans ce dernier cas la production annuelle d'aiguilles a été perturbée par une invasion de Lophyres. Il faudra, d'après cet auteur, connaître la production d'aiguilles au cours d'une année normale pour se prononcer avec certitude sur la durée de la décomposition.

A titre de comparaison, les aiguilles de Pin mélangées aux Mousses de la strate sol sont toutes très fragmentées. Cet état correspond au stade F_2 de Kendrick et se situe chez nous entre 4,2 et 5,2 années de décomposition. Sous cette strate nous retrouvons la couche humifère décrite par Hesselman (1926) et Kendrick (1959). Il apparaît que dans notre station les aiguilles de Conifère s'incorporent à l'humus du sol après 5 années de décomposition seulement.

2) Vitesse de décomposition.

a) Nature.

Les résultats figurent dans le tableau 9 et le graphique 1.

Tableau 9 : Pertes cumulées de poids en % de matière sèche.
Sachets. Départ de l'expérience : 1^{er} Décembre 1966.

	Fév.67	Avr.67	Juin 67	Aout 67	Oct. 67	Déc.67
Vert	1,3	9,0	11,0	18,0	23,0	31,0
Brun	2,0	2,5	10,0	19,0	21,0	30,0
Sol	1,5	17,5	20,0	27,0	41,0	50,0

En conditions strictement naturelles, Ps. purum met 18 mois pour brunir alors que ce stade est atteint après 10 mois seulement en sachets. Bien que coupée et introduite dans une enveloppe donc partiellement privée de lumière, la Bryophyte résiste encore 10 mois avant de périr, mais nous avons pu constater un léger début de brunissement à la base de l'échantillon dès le sixième mois. Durant ces six premiers mois, les seules pertes de poids importantes se situent entre le deuxième et le quatrième mois (entre Février et Avril) et sont probablement dues au lessivage des matières hydrosolubles.

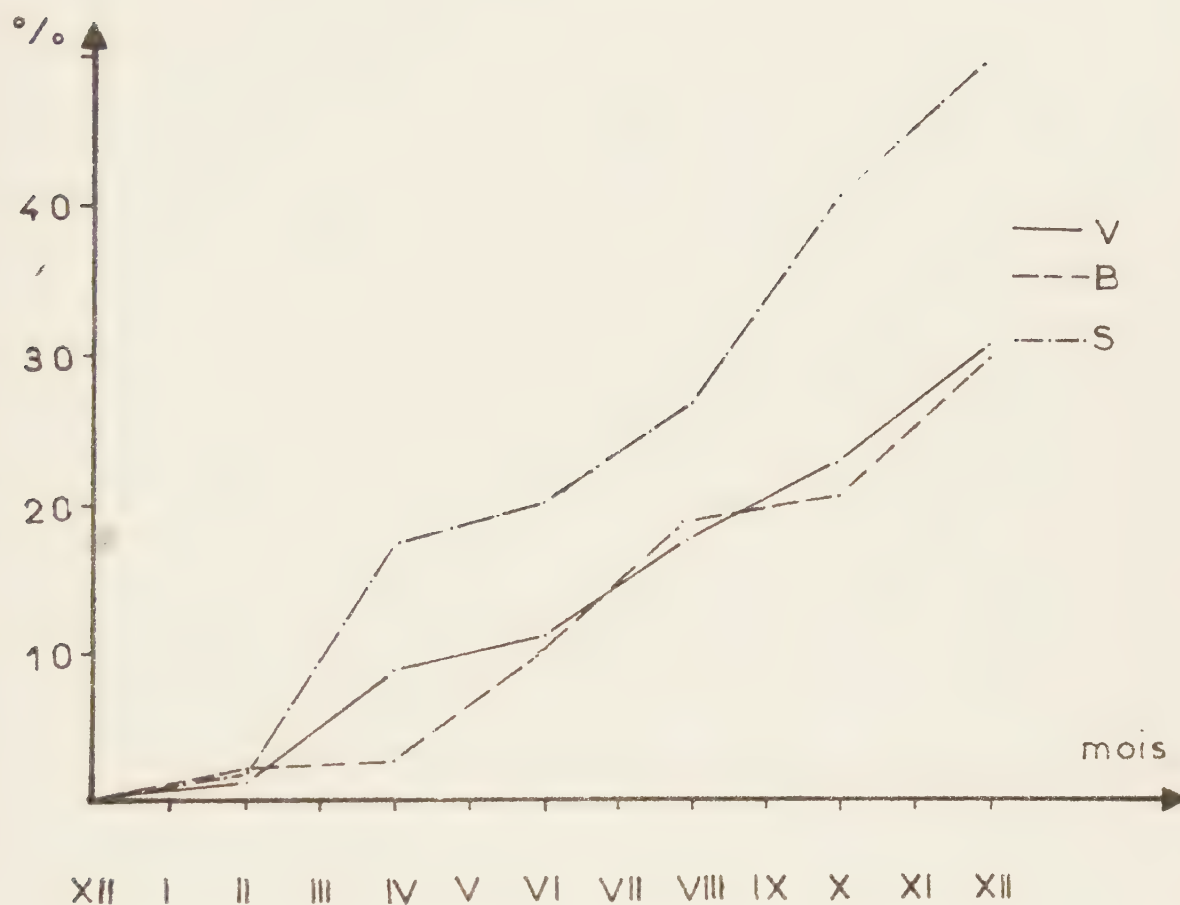
A partir du sixième mois d'incubation les pertes s'accroissent. Entre le huitième et le dixième mois les fragments de Ps. purum brunissent totalement. Après une année les pertes atteignent 40%.

Le matériel brun est faiblement décomposé durant les quatre premiers mois (de Décembre à Avril). Par la suite la disparition de matière organique augmente, pour atteindre 30% après un an.

Lorsque nous passons à la strate suivante (sol) la vitesse de décomposition est plus élevée et nous parvenons au chiffre de 50% de pertes.

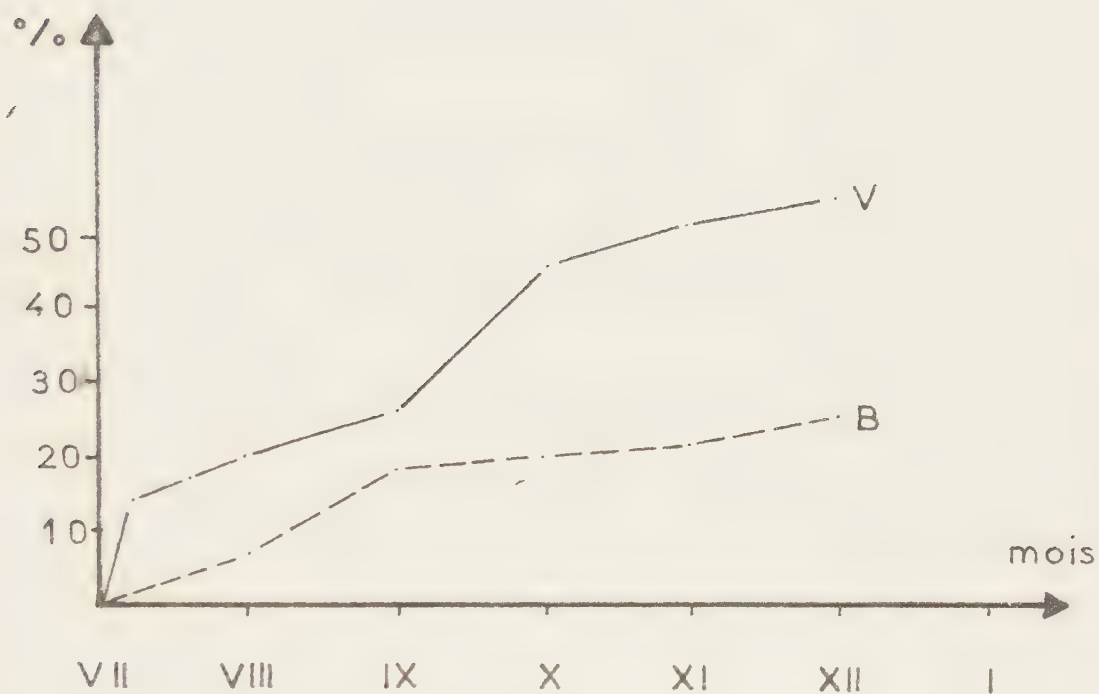
A titre de comparaison, des feuilles de Brachypodium pinnatum incorporées dans des sachets de tissu de verre, ont également été placées sur le sol de la station. Les résultats figurent dans le tableau 10 et le graphique 9.

Les feuilles vertes de Graminée, contrairement aux fragments verts de la Mousse meurent rapidement après avoir été coupées, d'où les pertes de poids importantes durant les premières



Graphique 8: Décomposition de Ps. purum dans la nature. Sachets.

V: vert, B: brun, S: sol. Cycle annuel : Décembre 1966-Décembre 1967



Graphique 9: Décomposition de B.pinnatum dans la nature . Sachets.

Période allant de Juillet 1968 à Décembre 1968

V: vert B: brun

semaines d'incubation. Ces 20% de pertes peuvent encore être imputés au lessivage des matières hydrosolubles. Mais à partir de Septembre, lorsque les conditions deviennent plus propices au développement de la microflore, la décomposition s'accélère.

Tableau 10 : Pertes de poids cumulées en % de matière sèche.
B.pinnatum.

	Juillet			Aout	Sept.	Oct.	Nov.	Dec.
	1	2	3					
Feuilles vertes de 1967	14	17	20	21	26	46	52	55
Feuilles brunes de 1966	-	-	-	5	18	20	21	25

Ici, les parties vertes, à l'encontre de celles des Mousses, disparaissent plus rapidement que les parties âgées, respectivement 55% et 25%. Ce dernier chiffre est à peine égal à la moitié de celui obtenu avec la Mousse S.

b) Laboratoire.

Les pertes pour les trois parties de la Mousse sont consignées dans le tableau 11.

Le tableau 12 nous permet de constater que pour les parties vertes, ce sont les débris incubés dans les PS 20 qui se décomposent le plus rapidement, suivis de près par ceux des PH 20. Ensuite dans l'ordre, ce sont ceux placés dans les pots à 5°C, à 5-20°C et en laboratoire. Les PS 1, avec 32% de pertes se rapprochent le plus des résultats obtenus in situ (31%).

Ce sont toujours les PS 20 et les PH 20 qui sont en tête avec les fragments bruns. Mais dans les autres cas les résultats tendent à s'uniformiser (proches de 20% sauf pour les PS 5-20: 40%) . Cette fois ce sont les chiffres obtenus avec les pots à 5°C et les PH 1 qui sont voisins de ceux de notre station.

Les pertes de poids les plus importantes sont encore constatées dans les pots à 20°C lorsque l'on s'adresse aux fragments S. Les résultats proches de ceux constatés dans la nature sont obtenus dans les pots placés à 20°C et à 5-20°C.

Tableau 11: Pertes de poids cumulées en % par rapport au poids sec initial. Ps. purum , in vitro

	Laborat.		5°C		20°C		5-20°C	
	PS	PH	PS	PH	PS	PH	PS	PH
Fév.67	1	30	1	14	9	1	4	2
Avr.67	23	31	25	39	30	35	31	26
Juin 67	27	33	34	40	33	40	33	32
Sept.67	30	39	41	45	55	48	35	37
Déc.67	32	42	49	48	60	50	40	45
Fév.67	1	1	0	0	1,5	0	1	1
Avr.67	4	5	1	2	11	12	10	2
Juin 67	9	11	17	14	34	13	30	4
Sept.67	10	12	19	18	54	50	38	11
Déc.67	14	20	22	24	60	55	40	19
Fév.67	5	1	1	4	20	15	3	14
Avr.67	10	15	2	5	30	24	16	27
Juin 67	14	16	25	9	40	30	17	29
Sept.67	20	17	25	15	49	39	41	30
Déc.67	23	20	26	21	60	50	43	31

A part le matériel brun incubé à 5-20°C, dans tous les autres cas l'humidité ne joue pas un rôle très important (dans les conditions de l'expérience). La décomposition est toujours plus active dans les PS que dans les PH, sauf en laboratoire. Mais dans ce dernier cas les conditions d'humidité ne sont pas identiques à celles obtenues dans les étuves et les pertes par évaporation sont plus importantes dans les PS 1. Les températures provoquent des écarts beaucoup plus importants. Comme il fallait s'y attendre, à 20°C, la décomposition est favorisée (Tableau 12).

Tableau 12: Pots classés dans l'ordre décroissant des pertes de poids.

Vert	PS 20	PH 20	PS 5	PH 5	PH 5-20	PS 5-20	PH 1	PS 1
Brun	PS 20	PH 20	PS 5-20	PH 5	PS 5	PH 1	PH 5-20	PS 1
Sol	PS 20	PH 20	PS 5-20	PH 5-20	PS 5	PS 1	PH 5	PH 1

Le parallèle entre les expériences in vitro et in situ est également intéressant (Tableau 13). Dans les PS 1, des conditions comparables (eau et température fluctuant) conduisent à des pertes de poids voisines de celles obtenues dans la nature, avec les fragments verts.

Tableau 13 : Parallèle entre les expériences in vitro et in situ. Pertes en %.

	Nature	Laboratoire
Vert 0cm	31%	PS 1 32%
Brun - 5cm	30%	PH 5 24%
		PH 1 20%
Sol - 10cm	50%	PH 20 50%

Cette strate verte protège les strates sous-jacentes en évitant une évaporation rapide et en diminuant les écarts journaliers de température. Les conditions deviennent plus régulières et cela explique peut-être pourquoi les résultats obtenus avec les deux pots humides s'approchent de ceux obtenus sur le terrain.

Ainsi les facteurs microclimatiques plus favorables pourraient expliquer la décomposition plus rapide des fragments S dans la nature. Mais cette explication n'est probablement que partielle.

Les comparaisons avec les résultats obtenus par d'autres auteurs restent toujours difficiles, étant donné les différences de méthodes d'étude et de substrat. Aucun chercheur n'a jusqu'à présent, à notre connaissance, utilisé des litières d'âge différent. Toutes les études sont parties de plantes vertes ou sénescentes et non de végétaux déjà bien décomposés.

In vitro, Mikola a obtenu, en 1954, des pertes allant de 32 à 43% avec Polytrichum commune, 28,6% avec Pleurozium Schreberi mais au bout de 300 jours seulement, alors que nos propres expériences portent sur 365 jours. Ce même auteur a démontré que le Pin sylvestre perd 30% de substance en un an, contre 55,4 pour le Sorbier et 71,2% pour Maianthemum bifolium. Avec le Brachypode nous atteignons déjà 40% en six mois (Kilbertus 1970).

Ces résultats confirment que les Mousses sont parmi les végétaux, ceux qui se décomposent le plus difficilement. La production primaire est faible, mais la litière persiste plus longtemps que celle de la plupart des plantes supérieures. Les comparaisons entre Ps. purum et B. pinnatum sont particulièrement édifiantes à ce sujet.

VI. L'EAU ET LA STRATE HERBACÉE

En 1937 Stålfelt met en évidence l'insuffisance de la circulation verticale de l'eau chez les Bryophytes, ce qui a pour conséquence lorsque le temps est sec, le dessèchement des parties supérieures, d'autant que Mayer et Plantefol (1924) puis Tallis (1959) ont montré que ces végétaux n'avaient aucun moyen de limiter la perte d'eau des cellules. Ce sont des plantes poikilohydres, dont la teneur en eau dépend étroitement des facteurs externes. Mais par contre les Bryophytes supportent très bien les périodes de sécheresse prolongées car elles sont reviviscentes. Pour l'espèce qui nous intéresse nous avons ainsi pu constater qu'à l'atmosphère du laboratoire la teneur en eau peut descendre jusqu'à 12% sans que la plante soit tuée.

Les échanges d'eau de Pseudoscleropodium purum avec l'atmosphère et surtout la rapidité des pertes revêtent donc une importance particulière. Un dessèchement rapide peut influencer de façon notable sur la microflore de cette plante, surtout au niveau de la strate V.

Les fluctuations considérables de la teneur en eau, les quantités d'eau immobilisées par les tapis de Mousses dans notre station 3 peuvent être d'une très grande importance écologique durant les mois à pluies rares et espacées.

Connaissant la production primaire et la vitesse de décomposition, nous avons pu estimer les quantités d'eau interceptées par les végétaux de la strate herbacée de la station 3.

A. MATERIEL ET METHODES.

1) Rétention d'eau.

a) Laboratoire

Les Mousses se prêtent particulièrement bien à ce genre d'étude en laboratoire. Leur possibilité d'anhydrobiose permet de les déshydrater à l'atmosphère sèche de la pièce sans pour autant les tuer. Un poids connu de Mousses (mélange de vertes et brunes), séché à l'air, est introduit dans un entonnoir, humidifié à l'aide d'un pulvérisateur (100ml d'eau pour 0,60g de Mousses). Ces plantes sont ensuite égouttées durant 5 minutes exactement, puis pesées:

Poids humide - Poids sec à l'air = Rétention d'eau en g.

b) Nature.

Cette technique n'a pu être utilisée dans le cas de B. pinnatum pour diverses causes, en particulier la morphologie et l'anatomie très différentes. A titre de comparaison, nous avons prélevé après deux jours de pluie continue, et sous la pluie, des feuilles vertes et brunes de Graminée, ainsi que des fragments de Ps. purum dans des sachets de plastique pesés au préalable. En laboratoire ces sachets sont pesés à nouveau, les fragments retirés et séchés à l'atmosphère du laboratoire jusqu'à poids constant.

2) Evaporation.

Pour mesurer la vitesse d'évaporation nous avons pesé à intervalles réguliers un poids connu de végétal. Les Bryophytes et les Graminées

sont placées dans trois conditions différentes:

- en atmosphère saturée
- à l'air dans le laboratoire
- à l'extérieur, sur le rebord de la fenêtre.

Le degré hygrométrique a été mesuré à l'extérieur et à l'intérieur du laboratoire par un hygrographe à cheveu.

Dans l'exposé qui va suivre, nous appellerons conditions expérimentales ^{les} cas où les végétaux ont été humidifiés au laboratoire et conditions naturelles, ceux où ces plantes l'ont été par deux jours de pluie continue dans la nature.

B. RESULTATS.

1) Rétention d'eau par la Mousse et la Graminée.

a) Conditions expérimentales.

Les rétentions d'eau par la Bryophyte sont les suivantes:

Tableau 14 : Rétentions d'eau par Ps. purum. Poids sec initial à l'air: 0,60g.

Echantillons	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Poids humides en g.	8,6	7,8	8,1	8,7	8,8	8,2	8,8	8,0	8,4	9,5

Moyenne : $8,4 \pm 0,146$

En conditions expérimentales, la Mousse sèche à l'air est

d'emmagasiner jusqu'à 14 fois son poids d'eau. Connaissant la longueur des différents fragments et les pertes de poids dans la nature, nous pouvons calculer les quantités d'eau immobilisées par la Bryophyte après une période de sécheresse.

La partie verte représente 1,4 fois la production annuelle (cf Chapitre IV) : $1,4 \times 40g = 56g/m^2$

La partie brune représente 2,8 fois cette production, mais les pertes de poids sont de l'ordre de 30%, ce qui nous donne:

$$\frac{2,8 \times 40 \times 70}{100} = 78,4g/m^2$$

La partie sol correspond à une fois la production annuelle. Les pertes de poids par rapport aux fragments verts sont de 70% environ. La quantité d'eau immobilisée par le matériel sec à l'air sera donc de :

$$\frac{1 \times 40 \times 30}{100} = 12g/m^2$$

Ce qui nous donne en tout: $56 + 78,4 + 12 = 146,4g$

Sur $1m^2$, en supposant que les trois strates de Ps. purum se soient desséchées, la Bryophyte est capable d'absorber:

$$14 \times 146,4 = 2049,6g/m^2, \text{ ce qui correspond à } 2mm \text{ d'eau.}$$

b) Conditions naturelles.

Dans ces conditions une partie de l'eau est perdue du fait de la manipulation des végétaux, indispensable pour trier les différents fragments. Les résultats à titre d'indication sont les suivants:

Tableau 15 : Rapport poids humide/poids sec. Ps. purum .

Poids humide	4,36	6,69	9,22	4,25	6,80	4,25	5,85	6,38	6,00	6,35
Poids sec	0,45	0,70	0,76	0,38	0,67	0,37	0,51	0,63	0,51	0,71
Ph/Ps	9,6	9,5	12,1	11,0	10,1	11,4	11,2	10,1	11,7	8,8

Moyenne Ph/Ps : 10,5

Dans ces conditions l'eau retenue est $10,5 \times 146,4 = 1464g$ soit 1,46mm.

Tableau 16 : Rapport Ph/Ps. B. pinnatum vert .

Poids humide	3,60	4,45	5,27	5,62	4,50	4,50	6,20
Poids sec	1,20	1,15	1,29	1,44	1,56	1,45	1,50
Ph/Ps	3,0	3,8	4,0	3,9	2,9	3,1	4,1

Moyenne Ph/Ps : 3,55

La production maximum du Brachypode est de $102g/m^2$ (Kilbertus 1976).

L'eau absorbée par la Graminée verte sera donc:

$$102 \times 3,55 = 362,10g/m^2 \text{ soit } 0,3mm \text{ d'eau.}$$

Tableau 17: Rapport Ph/Ps. B. pinnatum brun

Poids humide	3,79	2,26	3,54	2,15	3,75	2,39	2,60
Poids sec	0,58	0,38	0,68	0,39	0,75	0,44	0,49
Ph/Ps	6,53	5,94	5,20	5,51	5,00	5,43	5,30

Moyenne Ph/Ps : 5,55

Les pertes de poids au niveau de la litière de Brachypode sont de l'ordre de 70% au bout d'une année. La quantité d'eau captée sera donc de:

$$\frac{102 \times 5,55 \times 30}{100} = 169,8 \text{ g/m}^2.$$

Pour les deux parties du Brachypode nous aurons donc:

$$362,10 + 169,80 = 531,90 \text{ g/m}^2 \text{ soit } 0,5 \text{ mm d'eau.}$$

2) Pertes d'eau par évaporation.

En atmosphère saturée les pertes sont inférieures à 10% pour les feuilles vertes de la Graminée et pour la Mousse et à peine supérieures pour les feuilles brunes du Brachypode.

Lorsque le degré hygrométrique est de 60% en laboratoire et la température comprise entre 21 et 25°C, la Bryophyte perd 50% de son eau en 6 heures (Graph. 10), les feuilles vertes de la Graminée cèdent la même quantité en 8 heures, alors qu'il ne faut que 3 heures avec les feuilles brunes pour atteindre ce pourcentage (Graph. 11).

Durant la journée, bien que le degré hygrométrique soit le même à l'extérieur du laboratoire, les pertes sont plus rapides, le vent soufflant légèrement: 50% en 3 heures pour Ps. purum, le même pourcentage en 6 heures avec les feuilles vertes de la Graminée et 2h30 avec les feuilles brunes.

Durant la nuit il ne nous est plus possible de comparer les résultats, car le degré hygrométrique monte à 95% à l'extérieure et les températures descendant à 15°C. Les pertes sont cependant légèrement plus fortes à l'extérieur.

C. CONCLUSIONS.

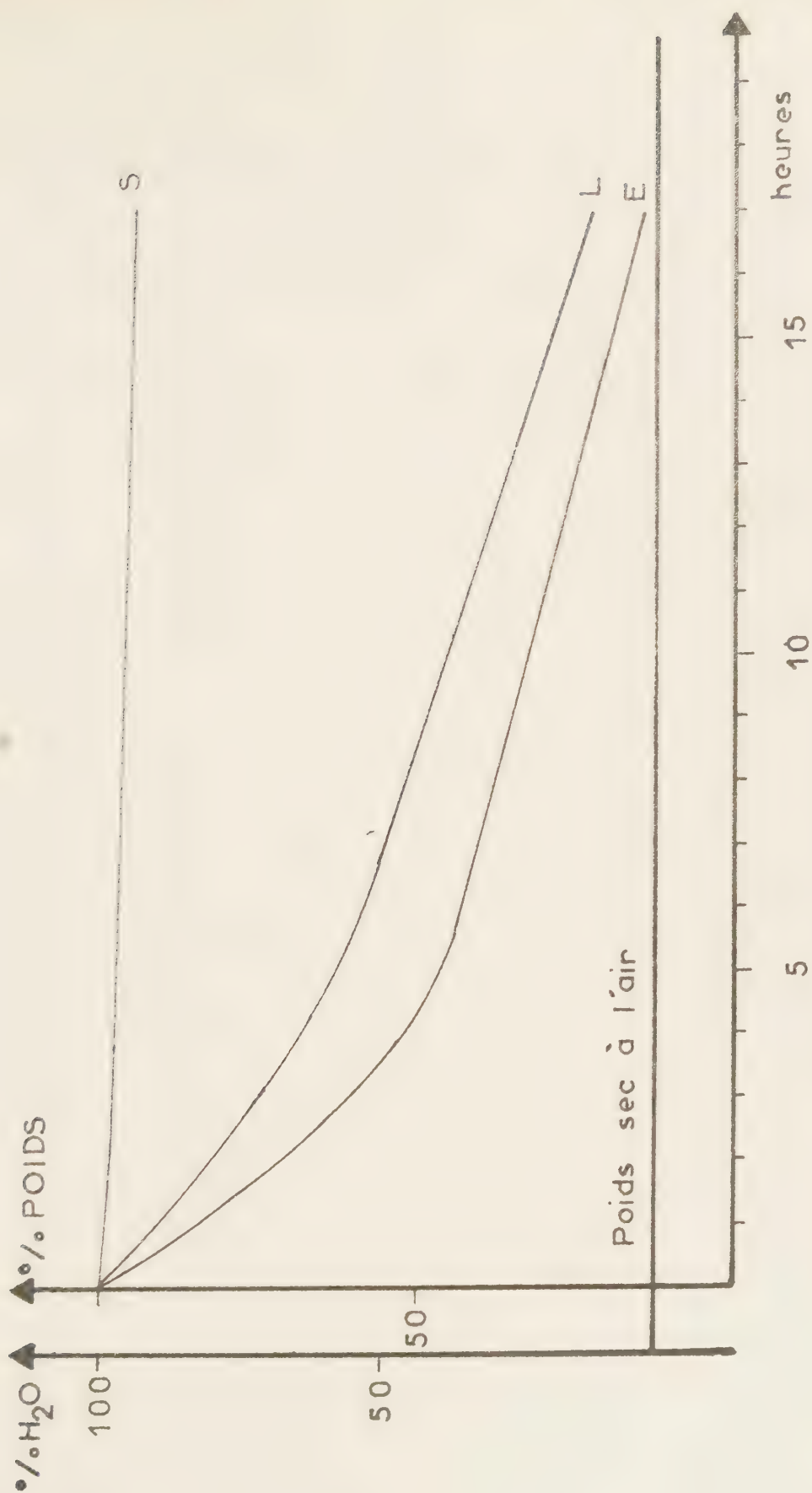
Lorsque les Mousses sont saturées d'eau, leur poids augmente de 10 à 14 fois contre 5,55 pour les feuilles mortes de la Graminée et 3,55 seulement dans le cas des feuilles vivantes de B. pinnatum. Compte tenu de la production primaire, ces végétaux sont susceptibles d'intercepter respectivement de 1,46 à 2 litres d'eau par m^2 , 0,16 l et 0,36 l. Le taux d'égouttement sous les Pins est de l'ordre de 80% (Pavari 1937, Rapp et Romane 1958). Dans notre station 3, durant les mois où les pluies sont peu abondantes et espacées, la Mousse sèche peut absorber plusieurs fois son poids d'eau. Une partie de cette dernière est restituée à l'atmosphère par évaporation sans atteindre le sol, qui ne reçoit donc que la partie des précipitations transmise à travers le feuillage, excédant les quantités interceptées par la Bryophyte.

L'évaporation est rapide chez la Mousse, même par rapport au Brachypode, qui est cependant parmi les végétaux étudiés par Bornkamm (1958) celui qui perd le plus rapidement son eau. Ces pertes sont cependant accélérées dans le cas des feuilles brunes de la Graminée les mécanismes de protection ayant disparu. Dans la nature les Mousses se conduisent de façon passive, puisque leur teneur hydrique suit celle de l'atmosphère avec un certain temps de retard. Elle est fonction de l'humidité atmosphérique, de la température et de la présence ou de l'absence de vent.

Ces changements rapides, comme le prouvent les travaux de Birch (1960 - 1964) et ceux de Schreven (1967) sont très importants. Ces auteurs ont pu constater que chaque réhumidification provoque une

augmentation importante du nombre des microorganismes et que la minéralisation de l'azote est stimulée par des périodes alternées de sécheresse et d'humidité.





U

2

3

4

5

6
7

8

9

10

11

VII. MICROFLORE

L'étude de la microflore totale ne porte que sur les Mousses. En ce qui concerne la mycoflore, il nous a paru particulièrement intéressant de comparer la Bryophyte et la Graminées, plantes taxinomiquement très éloignées. Les débris de ces végétaux sont intimement mêlés dans la nature, et les interférences dues à d'autres plantes, sauf bien entendu celle du Pin, sont inexistantes, ces deux espèces couvrant pratiquement tout le sol de la station 3.

A. TECHNIQUES D'ETUDE.

1) Récoltes.

- a) Sur le terrain les sachets contenant Ps.purum recueillis tous les deux mois pour l'étude des pertes de poids, servent également à l'étude de la microflore et des variations de pH.
- b) En laboratoire, les prélèvements réalisés dans les pots subissent les mêmes traitements que ci-dessus.

2) Observations des cultures

Les échantillons prélevés le matin, sont utilisés dans la journée même pour ensemencement sur différents milieux de culture et pour l'observation directe. Le détail des techniques est précisé dans une publication antérieure (Kilbertus 1969):

- Un premier lot est observé directement après la récolte afin de mettre en évidence les champignons qui y fructifient ou qui se trouvent à l'état de mycélium.
- Un deuxième lot est introduit dans une fiole avec 100ml d'eau stérile et agité mécaniquement durant une heure. Les fragments végétaux et le liquide sont séparés.

Le liquide recueilli est destiné à la réalisation de suspensions-dilutions que l'on ensemence sur milieu maltéa-gélose (microflore totale). En outre des fractions de 1ml sont versées sur un milieu d'étude des organismes cellulolytiques, constitué d'un papier filtre stérile posé sur un substrat minéral gélosé.

Les fragments de végétaux, eux, sont lavés avec une solution de teepol à 1%, puis rincés 20 fois avec de l'eau distillée stérile. Ils sont ensuite broyés mécaniquement dans 30ml d'eau stérile. Les petits morceaux obtenus sont disposés dans des boîtes de Pétri (5 par boîte) et recouverts d'un disque de gélose au malt-chloramphénicol. Les 30ml de liquide dans lesquels les plantes ont été broyées sont utilisés pour la mesure du pH.

3) Expression des résultats.

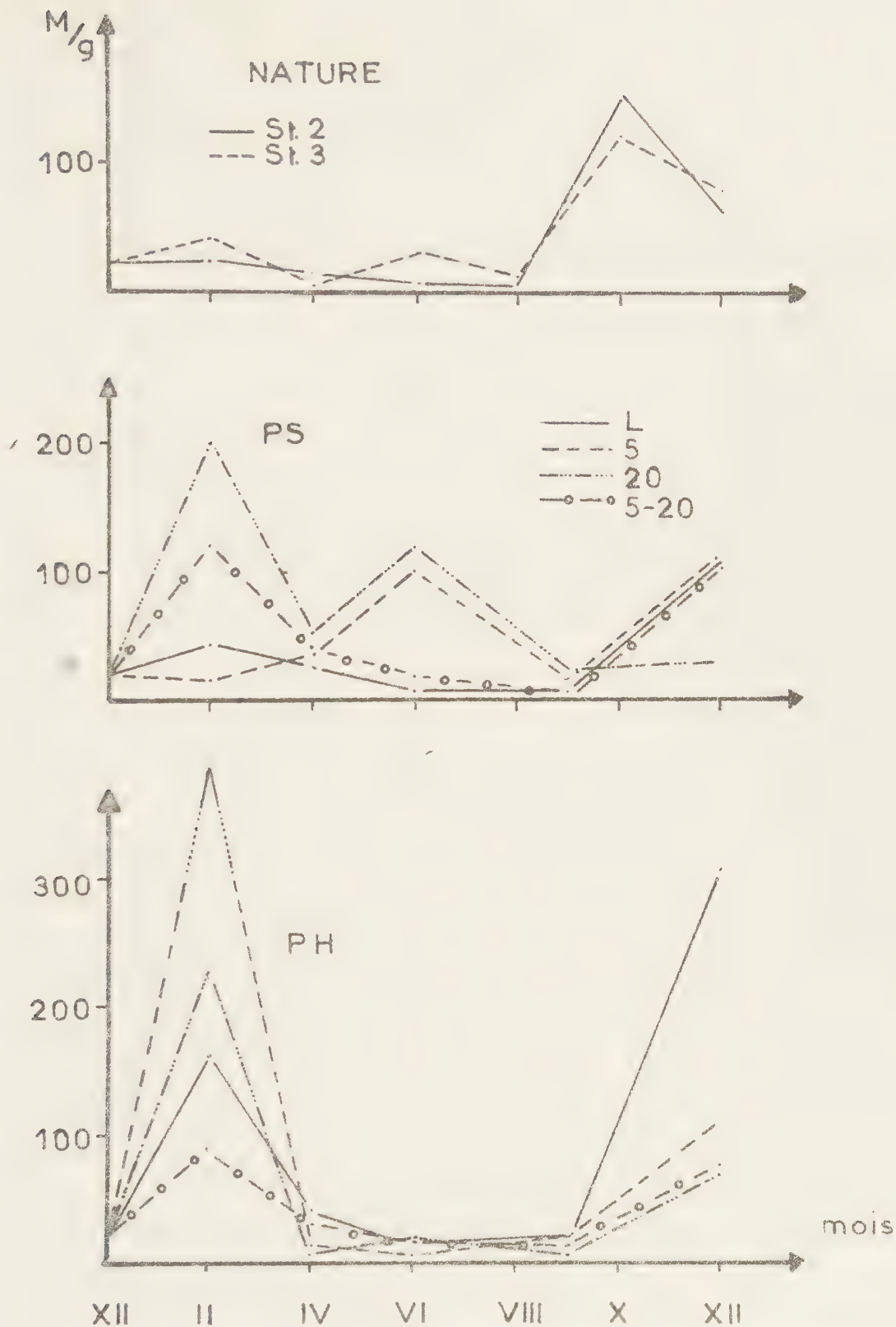
Les fréquences d'apparition des champignons sur les fragments ou les milieux de culture sont exprimés de la façon suivante:

- 5: toujours présent
- 4: présent dans 4/5 des cas.
- 3: " " 3/5 " "
- 2: " " 2/5 " "
- 1: " " 1/5 ou moins de 1/5 des cas.

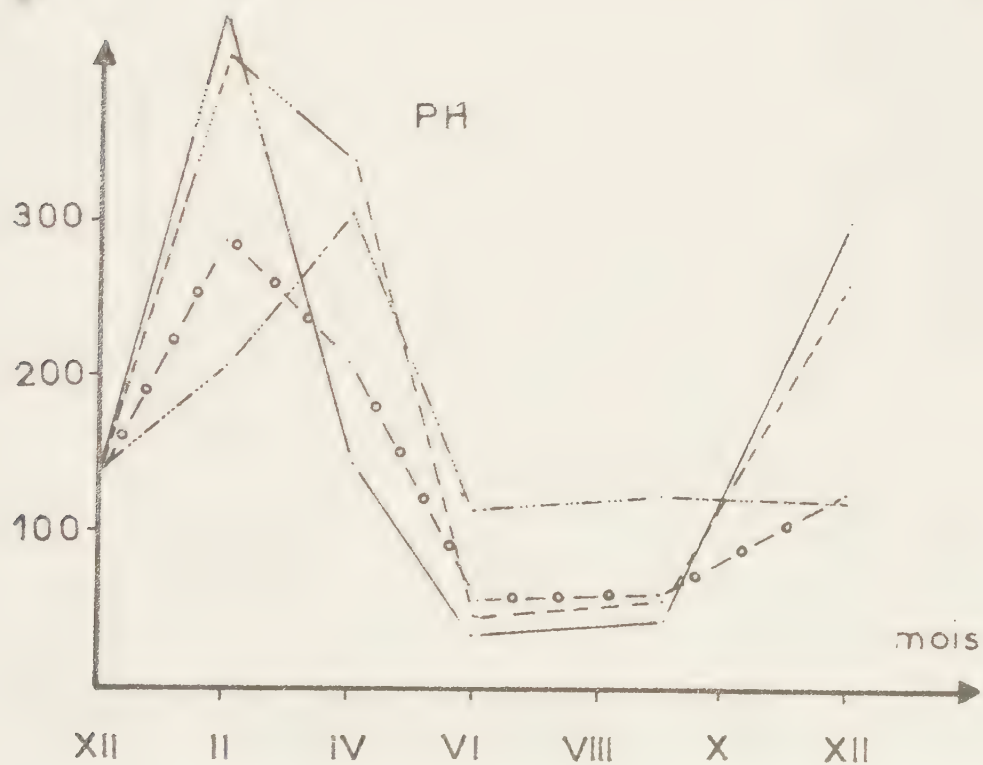
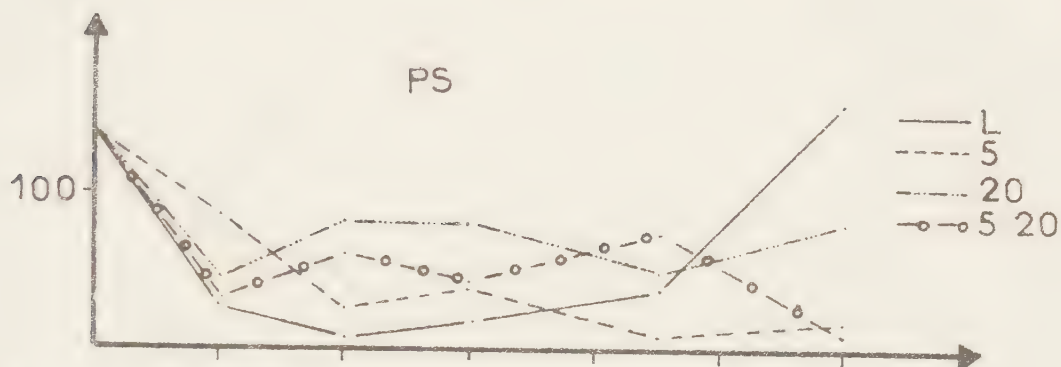
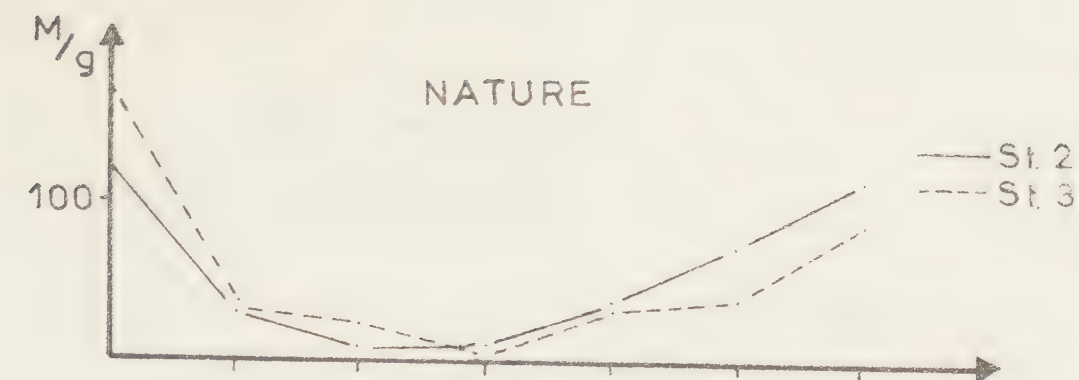
B. MICROFLORE TOTALE.

1) Nature (Tableau 18, graphiques 12,13 et 14).Tableau 18 : Microflore totale en millions/g de matière sèche.

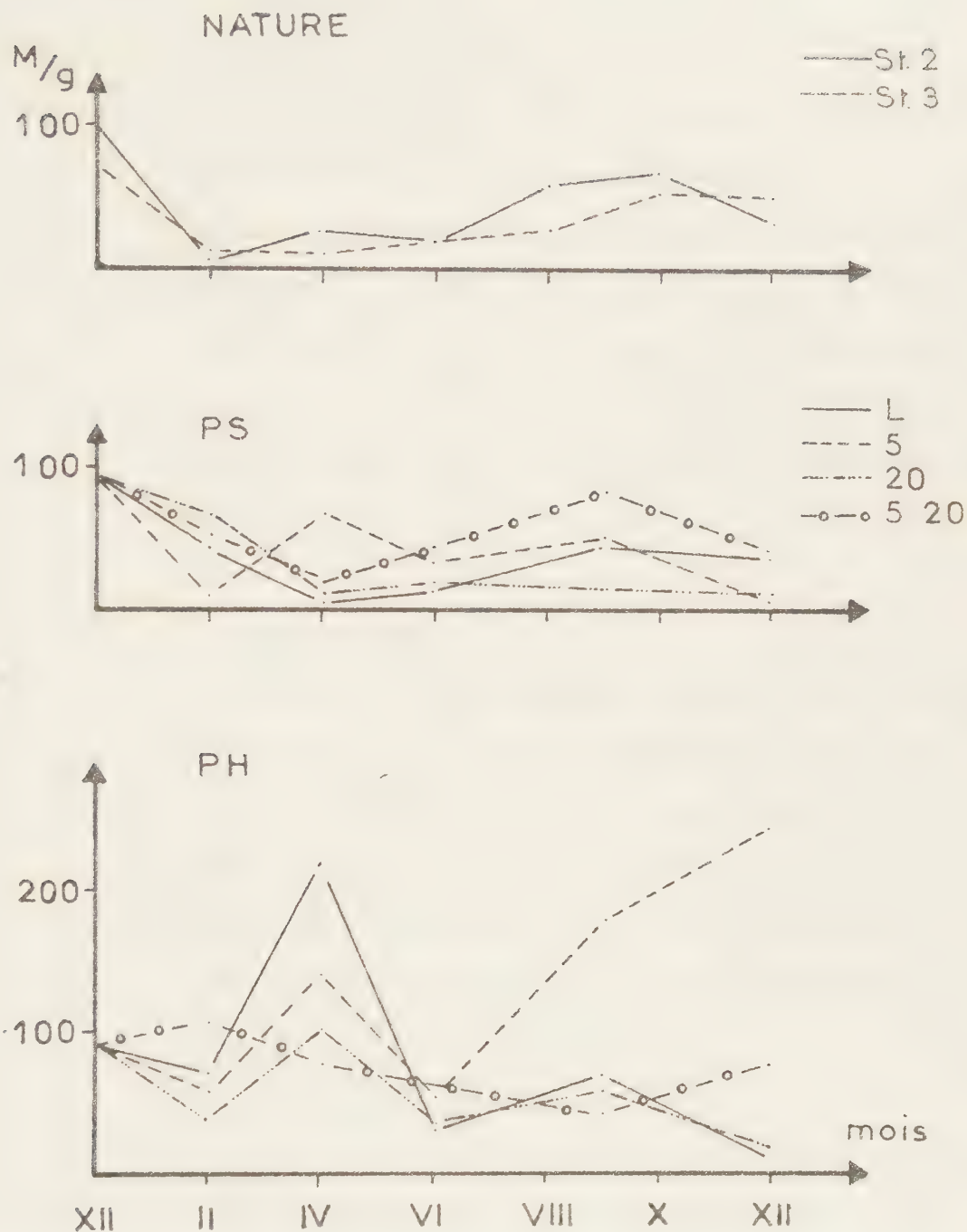
		STATION 2			STATION 3		
		Bact.	Champ.	T	Bact.	Champ.	T
VERT	Déc. 66	17	2	19	19	2	21
	Fév. 67	16	5	22	34	5	39
	Avr. 67	7	3	10	0	5	5
	Juin 67	3,5	0,3	3,8	19	8	27
	Aout 67	2,6	0,6	3,2	12	1,3	13,3
	Oct. 67	145	9	154	140	3	143
	Déc. 67	61	3	64	70	12	82
BRUN	Déc. 66	113	7	120	160	7	167
	Fév. 67	26	2	28	28	5	33
	Avr. 67	4	2	6	18	3	21
	Juin 67	5	0,5	5,5	1,4	1,4	2,8
	Aout 67	19	1,5	20,5	35	3	38
	Oct. 67	76	2	78	38	1	39
	Déc. 67	114	3	117	82	3	85
SOL	Déc. 66	90	7	97	60	7	67
	Fév. 67	4	2	6	14	2	16
	Avr. 67	25	2	27	12	2	14
	Juin 67	18	3	21	20	1	21
	Aout 67	58	2	60	25	3	28
	Oct. 67	70	1	71	59	1	60
	Déc. 67	36	1	37	52	1	53



Graphique 1 : VERT. Microflore totale en millions/g de matière sèche.
Cycle annuel : Décembre 1966 - Décembre 1967



Graphique 13 : BRUN. Microflore totale en millions/g de matière sèche.
Cycle annuel : Décembre 1966 - Décembre 1967



Graphique 14 : SOL. Microflore totale en millions/ g de matière sèche.
Cycle annuel : Décembre 1966 - Décembre 1967

a) Fragments verts.

Les résultats montrent que durant les huit premiers mois (de Décembre 1966 à Août 1967) la microflore est quantitativement peu importante. Mais entre le huitième et le dixième mois, la Mousse est brusquement envahie par les microorganismes. Cette augmentation fait suite au début de la décomposition active des fragments verts de la Bryophyte. Elle est souvent le signe d'une accélération des pertes de poids (Webster 1956, Mangenot 1967, Kilbertus 1969). Par la suite la microflore totale baisse.

b) Fragments bruns.

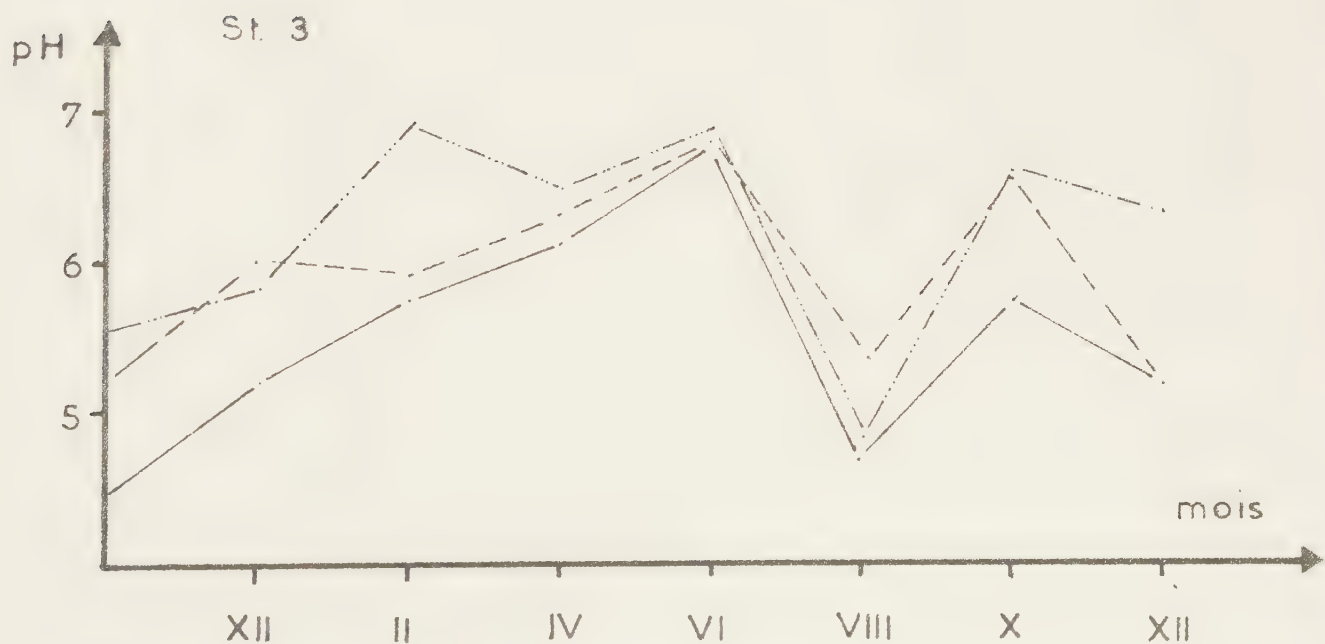
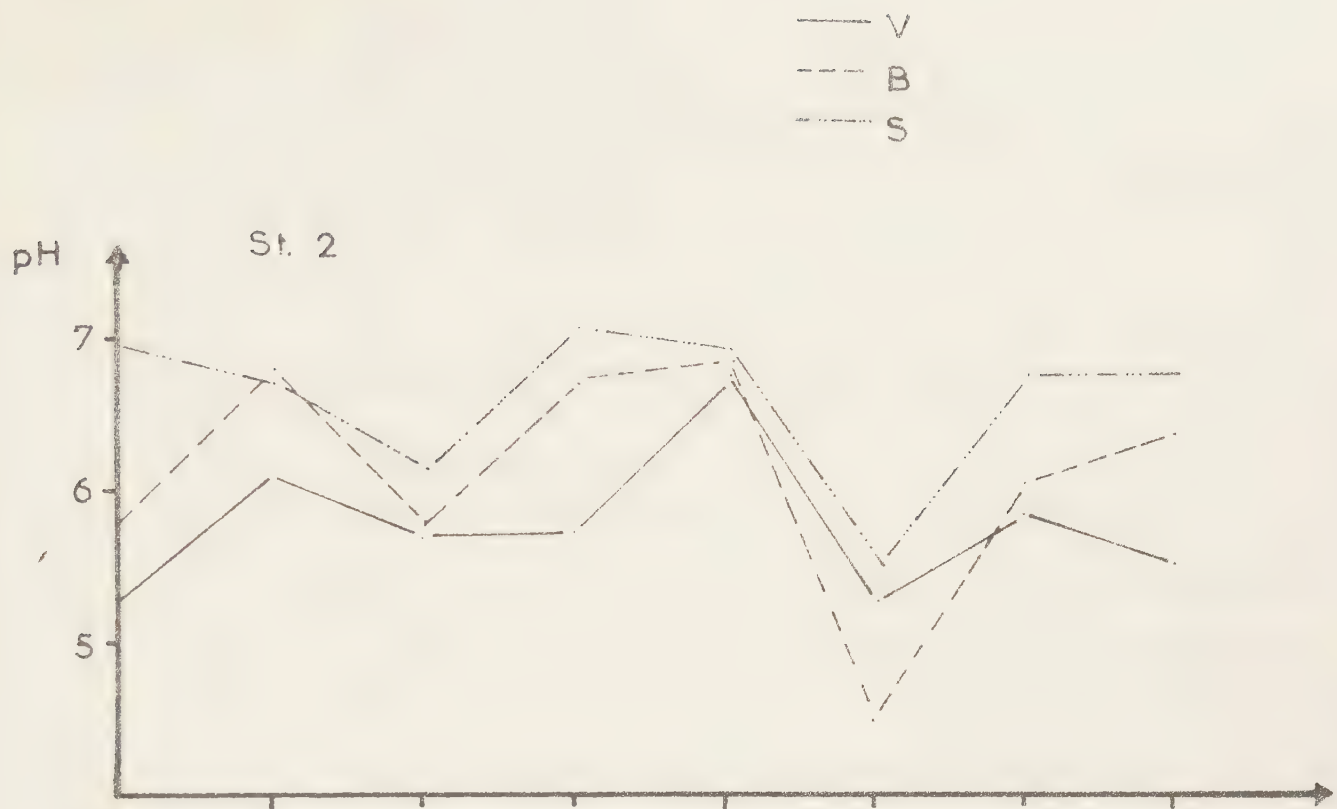
Le nombre des microorganismes diminue jusqu'en Avril alors que les pertes de poids restent stationnaires durant cette période. D'Avril à Décembre 1967, donc du quatrième mois à la fin de cette étude, la microflore ne change pas au début, puis augmente régulièrement du sixième au douzième mois. Les pertes de poids sont également importantes durant cette période.

c) Fragments "sol".

La microflore totale diminue pendant les deux premiers mois alors que les pertes de poids sont négligeables, puis elle augmente très lentement et les disparitions de matière organique s'accroissent.

d) pH (Graph. 15)

L'allure générale des courbes de pH est semblable pour les trois parties de la Mousse. Dans le cas des fragments verts,



Graphique 15: NATURE . pH des différents fragments.
 Cycle annuel : Décembre 1966 - Décembre 1967

le pH augmente plus ou moins régulièrement jusqu'en Juin (durée 6 mois), où se situe le début de la décomposition. Il subit une chute brutale en Août, lorsque le nombre de microorganismes est au maximum, puis remonte lentement.

2) Laboratoire (Tableau 19, Graph. 12, 13 et 14).

a) Microflore totale.

Seule la courbe obtenue avec les fragments vairs dans les PS 1 est semblable à celle de la nature. La microflore stationnaire au départ, ne devient importante qu'à partir du neuvième mois. Dans tous les autres cas (sauf PS 5) le nombre des microorganismes est déjà important dès le deuxième mois d'incubation. Comme nous l'avions déjà signalé, l'évaporation est plus importante dans les PS 1 que dans les autres pots. Ces pertes d'eau dans des pots déjà peu riches en liquide ne peuvent que nuire au développement de la microflore et expliquent en partie les amplitudes de variation peu importantes dans les PS 1. Les autres pots sont placés à l'étuve où l'humidité relative reste élevée comme en témoignent les condensations observées. Les conditions étant favorables au développement des microorganismes, les composés labiles sont rapidement utilisés.

Dans les pots humides nous obtenons des pics importants dès les deux premiers mois. Dans ce cas les Mousses séchées à l'air sont brusquement réhumidifiées. Comme l'ont prouvé les travaux de Schreven (1967) une réhydratation après une période de sécheresse provoque une augmentation sensible de la microflore. Ce phénomène est particulièrement visible dans les pots humides.

Les rapports avec les pertes de poids sont difficiles à

Tableau 19 : Microflore totale en millions/g de matière sèche.

In vitro . B: bactéries, Ch: champignons, T: total.

			Laboratoire			5°C			10°C			15°C		
			B	Ch	T	B	Ch	T	B	Ch	T	B	Ch	T
VERT	PS	Déc. 66	17	2	19	17	2	19	17	2	19	17	2	19
		Fév. 67	25	19	44	19	0	19	214	0	214	120	0	120
		Avr. 67	24	3	27	34	5	39	47	1	48	40	1	41
		Juin 67	6	1	7	101	8	109	105	20	125	22	2	24
		Sept. 67	4	1	5	9	1	10	23	5	28	2	0	2
		Déc. 67	110	2	111	108	4	112	26	7	33	99	33	132
	PH	Déc. 66	17	2	19	17	2	19	17	2	19	17	2	19
		Fév. 67	115	50	165	480	14	511	218	10	228	72	18	90
		Avr. 67	38	2	40	10	1	11	6	0	6	35	1	36
		Juin 67	8	1	9	10	1	11	16	2	18	15	3	18
		Sept. 67	11	2	13	13	9	22	6	1	7	12	1	13
		Déc. 67	308	5	313	102	7	115	74	2	76	99	3	102
BRUN	PS	Déc. 66	133	7	140	133	7	140	133	7	140	133	7	140
		Fév. 67	25	7	32	50	40	90	0	46	46	34	0	34
		Avr. 67	2	1	3	25	7	32	17	66	83	47	13	60
		Juin 67	19	1	20	36	5	41	75	5	80	42	2	44
		Sept. 67	36	5	41	8	5	13	51	1	52	75	3	78
		Déc. 67	160	26	186	16	3	19	82	1	83	9	0	9
	PH	Déc. 66	133	7	140	133	7	140	133	7	140	133	7	140
		Fév. 67	636	28	666	550	0	550	200	6	206	256	34	290
		Avr. 67	136	11	147	347	17	351	300	17	317	183	34	217
		Juin 67	31	5	36	56	2	58	118	2	118	56	5	61
		Sept. 67	35	8	43	60	2	62	129	1	130	63	2	65
		Déc. 67	270	7	277	229	6	235	113	1	114	126	1	127
SOL	PS	Déc. 66	90	7	97	90	7	97	90	7	97	90	7	97
		Fév. 67	35	1	47	12	2	14	17	53	70	47	2	49
		Avr. 67	6	1	7	68	2	70	9	2	11	15	0	15
		Juin 67	19	2	21	35	1	36	18	2	20	38	1	39
		Sept. 67	45	1	46	45	3	48	18	1	19	65	3	68
		Déc. 67	29	1	30	5	1	6	6	1	7	33	1	34
	PH	Déc. 66	90	7	97	90	7	97	90	7	97	90	7	97
		Fév. 67	25	12	37	43	10	59	37	2	39	100	14	114
		Avr. 67	206	15	221	133	9	142	97	1	98	82	2	84
		Juin 67	29	0	35	42	3	45	35	1	36	42	1	43
		Sept. 67	71	3	74	180	1	181	60	2	62	48	0	48
		Déc. 67	17	1	18	249	2	251	20	2	22	19	1	20

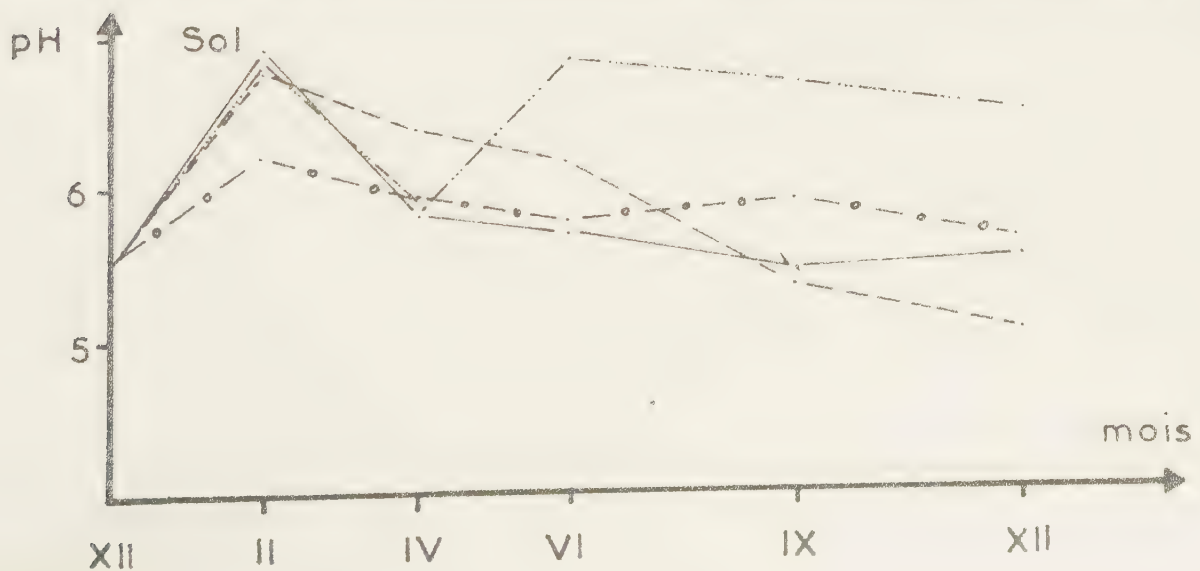
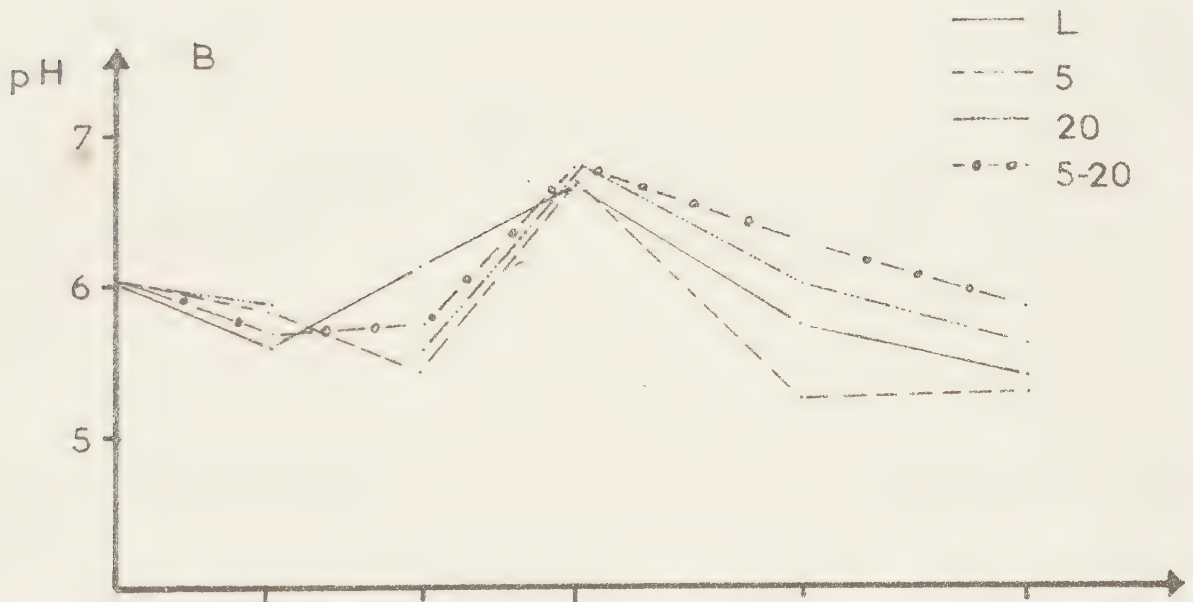
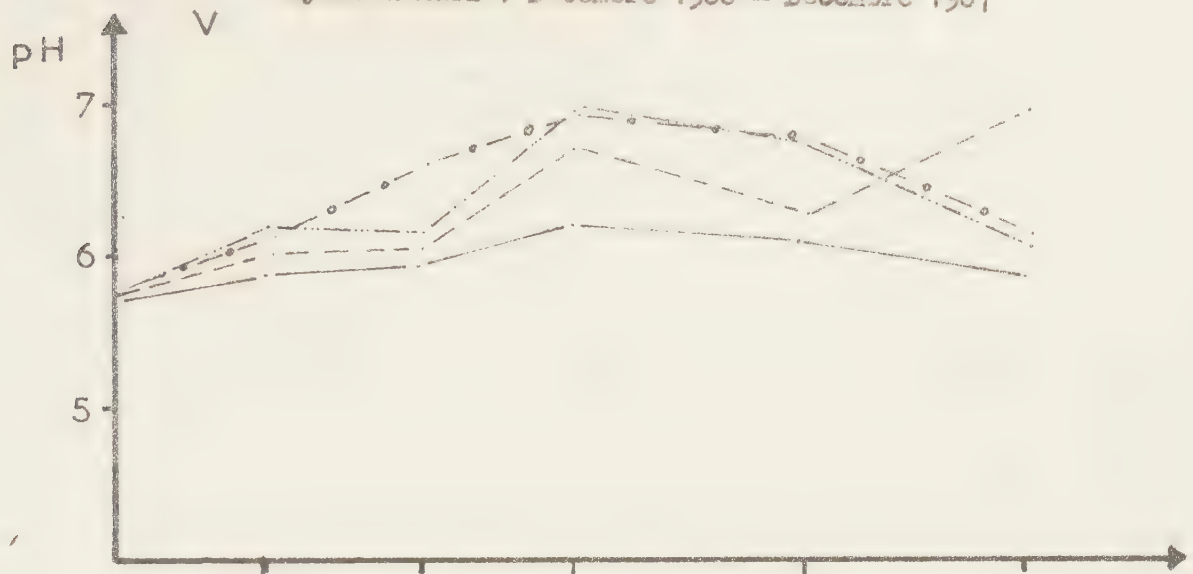
établir. Mais celles-ci débutent soit immédiatement (PS 10, PH 5, PH 5-20, PS 5-20) soit après deux mois d'incubation seulement, pour atteindre rapidement dès le quatrième mois, et dans tous les cas, une valeur proche de 30%. In situ ces pertes commencent après deux mois, progressent de façon plus ou moins régulière pour n'atteindre ce chiffre de 30% qu'après une année. Cette décomposition rapide in vitro témoigne de l'utilisation immédiate des composés facilement assimilables, alors qu'in situ l'action combinée des grands facteurs écologiques retarde la mort de la plante et la rend de ce fait plus résistante à la dégradation biologique.

Dans les PS les résultats obtenus avec les fragments "brun" et "sol" sont cette fois proches de ceux observés in situ, en particulier dans les PS 1. La microflore est faible, les variations peu importantes. Dans les PH, surtout pour le matériel brun, nous retrouvons un pic dès le départ de l'expérience, confirmant l'effet stimulateur d'une réhumidification sur la microflore. Les pertes de poids sont lentes mais continues, bien que le nombre des microorganismes soit faible.

b) pH (Graph. 16 et 17).

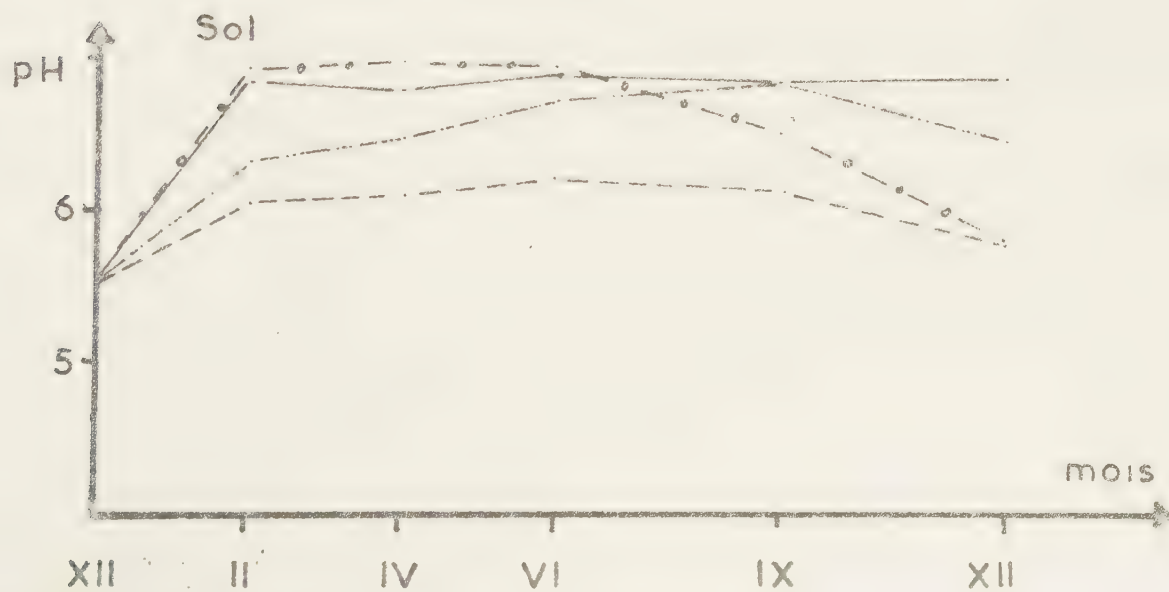
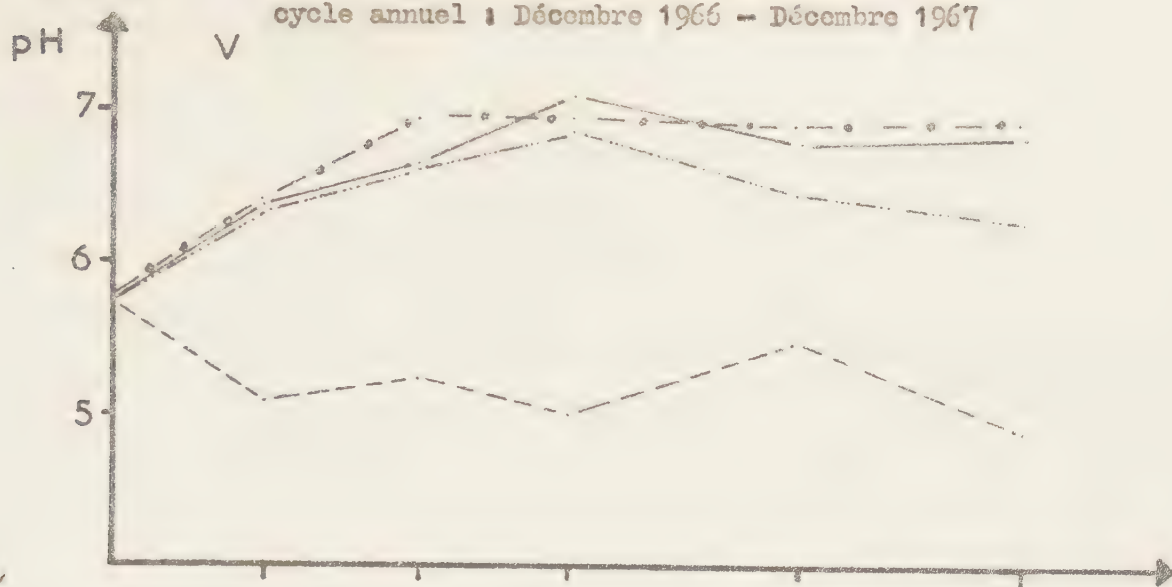
Dans les PS comme dans les PH l'évolution du pH est la même: une augmentation plus ou moins régulière jusqu'à la valeur 7, suivie d'une baisse après trois mois d'incubation. Seuls échappent à cette règle les PS contenant du matériel "sol" et le PH 5 pourvu de Mousses vertes. Pour ce dernier, nous avons pu observer un brunissement plus rapide et plus important que celui des autres pots.

Graphique 16 : pH des différents fragments in vitro . P₈₁,
cycle annuel : Décembre 1966 - Décembre 1967



Graphique 17 : pH des différents fragments in vitro. PH.

cycle annuel : Décembre 1966 - Décembre 1967



Les résultats d'ensemble sont conformes à ceux obtenus par Mikola (1954) et Mangenot (1967). Le premier de ces auteurs constate cependant une chute beaucoup plus rapide du pH en utilisant Pleurozium Soreberi et Rhytidiadelphus triquetus, puisque la baisse du pH débute dès le quarantième jour, contre 90 dans notre cas.

3) Conclusions.

Dans la nature la Bryophyte reste verte près d'un an et demi en conditions naturelles et huit mois dans les sachets de tissu de verre. In vitro, le brunissement débute entre le deuxième et le quatrième mois suivant les pots. Si l'on tient compte du départ précoce de la décomposition in vitro, les courbes obtenues dans la nature et les PS sont très proches, en particulier avec les PS 1. L'incubation en laboratoire et à la lumière naturelle nous semble être une technique acceptable pour estimer l'évolution générale de la microflore totale.

Les pics obtenus avec le matériel vert dans les PS peuvent être attribués à l'utilisation ~~des~~ substances hydrosolubles, ceux avec le matériel brun et sol dans les PH à une stimulation de la microflore par une réhumidification de la Mousse après une période de sécheresse. D'autres auteurs (Birch 1964, Papacostea et Missurliu 1964, Schreven 1967) ont déjà décrit un phénomène comparable pour les débris d'autres végétaux.

C. MYCOFLORE.

Ps.purum et B.pinnatum étant étroitement mêlés dans la nature, il nous a paru particulièrement intéressant de comparer leur mycoflore in vitro et in situ .

Cette étude de la succession de champignons sur ces deux végétaux s'est faite de différentes façons (Kilbertus 1968b, 1969):

- soit par l'observation directe des fructifications, ce que nous avons appelé : succession apparente.
- soit par la présence de mycélium à l'intérieur ou à l'extérieur de l'organe végétal et que nous mettrons en évidence sur milieux de culture.

C'est en combinant ces différentes techniques que nous avons pu nous faire une idée précise de la succession des champignons sur les végétaux étudiés.

1) Pseudoscleropodium purum.

L'observation directe des fructifications sur les fragments de Mousse est ~~malaisée~~ en raison de la morphologie de la plante (les feuilles sont imbriquées le long de la tige) et par ce que Shacklette (1965) dénomme "Sample contamination", la contamination de l'échantillon par de fines particules de terre.

Nous n'avons pu observer qu'occasionnellement les appareils sporifères de Chrysosporium pannorum ou d'Oidiodendron echinulatum, in vitro et in situ sur les parties vertes de la Bryophyte. En même temps que la présence de ces deux espèces, nous avons pu constater ^{celle} la ~~présence~~ d'un mycélium brun stérile (Planche I, photo 1).

D'autres micromycètes, mis en évidence sur milieux de culture, semblent également liés aux parties vertes de la plante: Alternaria tenuis, Cladosporium herbarum et Epicoccum nigrum. En conditions artificielles ces espèces préfèrent des températures alternées de 5 - 20°C, sauf Cl. herbarum plus fréquent dans les pots du laboratoire. A l'aide de cette technique on retrouve également Oidiodendron echinulatum qui apparaît surtout au début de l'étude sur les trois parties de la Bryophyte et Chrysosporium pannorum qui se développe essentiellement sur les parties vertes.

Vers la base de l'échantillon vert nous avons pu observer deux basidiomycètes, l'un à mycélium brun, l'autre à mycélium blanc, tous deux à boucles simples (Planche I, photo 2). Dans la nature ces deux champignons s'étendent sur les fragments bruns, mais dans les pots ils régressent et sont remplacés par O. echinulatum, auquel s'ajoute, mais plus rarement Stachybotrys chartarum (surtout dans les pots à 20°C). Ces espèces sont cependant très localisées dans les pots; surtout à la périphérie.

Sur les fragments bruns, les techniques de cultures ont permis la mise en évidence de champignons présents tout au long de l'année: Penicillium spinulosum, P. lapidosum, P. purpurogenum, Trichoderma viride, et Mortierella ramanniana.

Les formes réputées cellulolytiques (Siu 1951) apparaissent ou augmentent en nombre vers le mois de Juin, dans nos pots et dans la nature. Il s'agit en particulier de Chaetomium indicum, Ch. globosum, Stachybotrys chartarum et Trichoderma viride. Ch. indicum est rare dans la nature, mais il apparaît très fréquemment dans les pots, en particulier dans les PH. In situ, Ch. globosum est plus abondant sur les parties vertes. Ce résultat est confirmé par ceux du laboratoire.

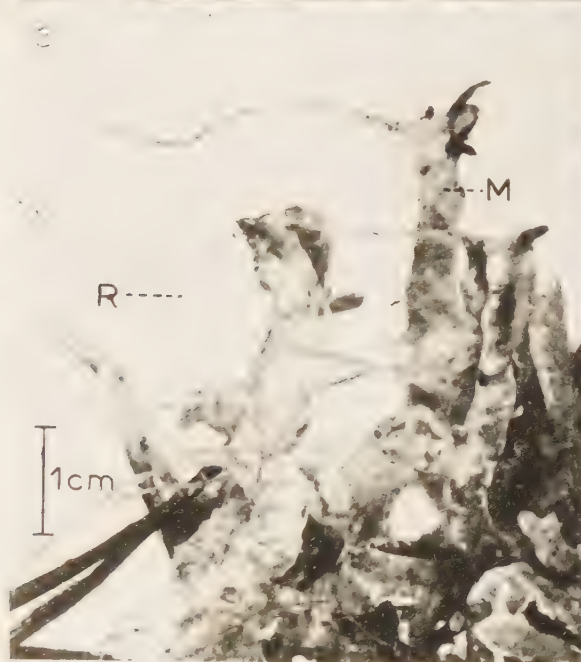
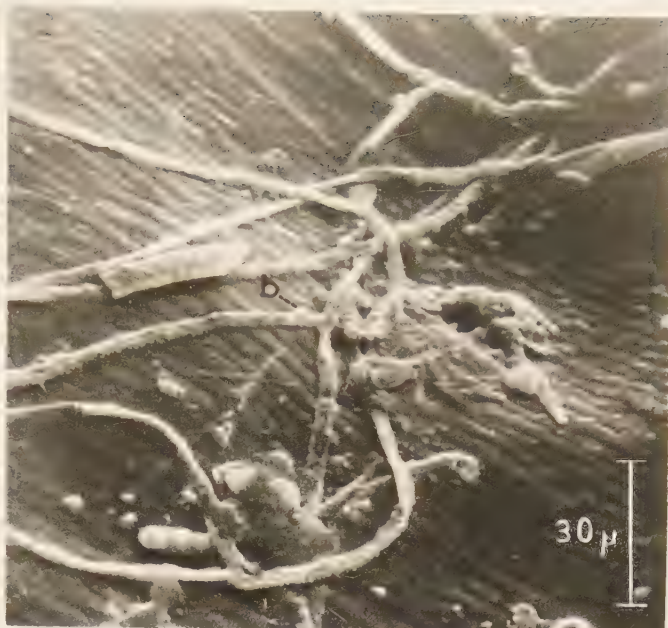
PLANCHE I.

Photographie 1: Mycélium brun stérile sur les feuilles vertes de
Pn. purum. (Microscope électronique à balayage - ME).

Photographie 2: Basidiomycète à mycélium blanc sur les feuilles brunes
de la Mousses (ME).

Photographie 3: Basidiomycètes formant un manchon autour des Mousses
"sol". M: manchon, R: repousses à partir de cellules
initiales restées vivantes (Macrophotographie).

Photographie 4: Détail d'un manchon montrant la prédominance du
basidiomycète blanc, facilement reconnaissable à ses
hyphes échinulées (ME).



Souvent visible sur les fragments verts à 20°C et à 5-20°C, il disparaît progressivement sur les parties brunes.

Dans nos stations, sur les parties "sol", le basidiomycète à mycélium brun recule devant l'envahissement des Mousses par le basidiomycète blanc. Ce dernier devient parfois tellement abondant qu'il en arrive à former de véritables manchons autour de la Bryophyte (Planche I, photos 3 et 4). Comme pour les fragments bruns, ces champignons régressent et disparaissent sur les échantillons "sol", in vitro.

Les résultats détaillés de ces expériences in vitro figurent dans les tableaux 23, 24, 25 et 26. Ceux des études sur le terrain ont été publiés antérieurement (Kilbertus 1968b).

2) Brachypogon pinnatum.

a) Fragments stérilisés en surface.

Pour déceler les espèces vivant à l'intérieur des deux plantes étudiées, nous avons stérilisé leur surface à l'aide d' HgCl_2 à 1%. Cette technique fut abandonnée avec la Bryophyte, car même avec des temps de stérilisation très courts, plus aucun microorganisme ne se développait.

Dans la nature, les résultats obtenus avec la Graminée, nous ont permis de mettre en évidence le rôle primordial et presque exclusif d'un mycélium stérile que nous avons nommé 70 B. Il apparaît dans nos stations dès le début de Septembre et persiste jusqu'à la fin de l'étude, avec cependant une diminution très nette dans les fragments les plus âgés.

Au laboratoire (Tableau 20) dans les PS 1 et les PH 1, les

seules espèces isolées sont Pyrenochaeta leptospora et 70 B. Dans les pots à 5°C, Chaetomium globosum apparaît. P. leptospora est éliminé de l'intérieur de la feuille dans les pots à 5-20°C, et que seul Ch. globosum persiste à 20°C. Les conditions naturelles proches de celles existant au laboratoire et dans les pots à 5°C pour la première partie de l'étude, expliquent la suprématie de 70 B à l'intérieur de la feuille dans nos stations.

Tableau 20: Evolution de la mycoflore interne des feuilles de B.pinnatum en fonction de la température. In vitro.

	Pots secs	Pots humides
Laboratoire	<u>Pyrenochaeta</u> - 70 B	<u>Pyrenochaeta</u> - 70 B
5°C	<u>Pyrenochaeta</u> - 70 B <u>Chaetomium</u>	<u>Pyrenochaeta</u> - 70 B <u>Chaetomium</u>
5 - 20°C	70 B - <u>Chaetomium</u>	70 B - <u>Chaetomium</u>
20°C	<u>Chaetomium</u>	<u>Chaetomium</u>

b) Observation directe et fragments non stérilisés en surface.

Les comparaisons entre les résultats obtenus in vitro et in situ figurent dans les tableaux 21 et 22.

Dans la nature les premiers champignons trouvés sur les feuilles vertes correspondent aux espèces habituelles de la phyllosphère: Aureobasidium pullulans, Alternaria tenuis et Cladosporium herbarum (Kilbertus 1969). A. pullulans se trouve fréquemment sur les organes verts (Smit et Wieringa 1953, Hudson et Webster 1958, Kendrick et Burges 1962, Diem 1967). A. tenuis et Cl. herbarum furent souvent isolés des parties vivantes des végétaux au début

de leur sénescence (Webster 1950, Hudson et Webster 1958, Kerlin 1964, Dickinson 1967). In vitro, ces deux espèces n'apparaissent qu'épisodiquement et uniquement dans les pots à 20°C.

Avec ces trois microorganismes, nous avons également observé : Chaetomium globosum, Epicoccum nigrum, Mortierella ramanniana et 70 B. Ces champignons présents en faible quantité en Juin, voient leur nombre augmenter brusquement en Juillet avec le début du jaunissement des feuilles. Ils persistent jusqu'à la fin de cette étude, aussi bien sur les fragments incubés en pots que dans nos stations.

Une forme conidienne rapportée à l'espèce Acrospermum compressum selon Webster (1956) est présente en Novembre dans la nature et dans les PS 5 au début de l'étude. Sa présence est donc liée aux premiers stades de la décomposition ainsi qu'aux basses températures. Par la suite les essais d'isolement ont toujours été positifs en incubant des feuilles vertes à 5°C.

Les fructifications de Pyrenochaeta leptospora sont visibles à toutes les températures et humidités. Cette présence constante confirme nos observations faites dans la nature. Le champignon est abondant à partir de Septembre jusqu'à la fin de cette étude, avec un ralentissement de Mars à Mai. La technique d'isolement avec les disques de malt a permis de l'isoler à partir des fragments incubés en laboratoire et à 5°C.

Acremoniella atra a été isolé tout au long de l'année dans les pots, sauf ceux à 5°C. Mais les colonies sont réduites et peu nombreuses sur les feuilles incubées en atmosphère saturée. Dans la nature ce champignon ne fait qu'une brève apparition au début de Novembre. La température et l'humidité régnant durant cette saison

Tableau 21 : Succession de fructifications sur les feuilles de
B. pinnatum .

P: présent en abondance

PF: fréquence d'apparition peu élevée.

Champignons	Nature	Labo.		5°		20°			
		PS	SOB	SC	SM	PC	PM	FC	FM
<u>Acrospermum compressum</u> Tode ex Fr. (forme conidienne)	P			P	P				F
<u>Pyrenochaeta leptospora</u> Briard et Sacc.	P	P	P	P	P	P	P		
<u>Acremoniella atra</u> Sacc.	P	P	P	P	P	P	PP		F
<u>Staganospora graminella</u> Sacc.	P								F
<u>Chaetomium globosum</u> Kuntz.						PP	P		
<u>Melanospora lagenaria</u> (Persoon) Funckel		PF				PF	P		
<u>Aschochyta graminicola</u> Sacc.	P								
<u>Leptosphaeria culmifraga</u> G. et Not.	P	P	P	P	P	P			
<u>Acrothecium</u> sp				PF		P			
<u>Dinemasporium gramineum</u> Lev.	P	PF	P	P	PF	PF			F

peuvent empêcher cette espèce de s'implanter de façon durable sur les feuilles.

Staganospora graminella développe ses pycnides sur les litières à 5°C et dans les PH 1. Dans nos stations d'Uruffe, seuls les prélèvements de Janvier, Mars et début Mai l'ont révélé. Durant les deux premiers mois cités, le degré hygrométrique élevé et les basses températures doivent influencer sur sa fructification.

Chaetomium globosum n'apparaît que de Janvier à Mai et en Septembre dans la nature, mais ne fructifie pas. Les expériences en laboratoire démontrent clairement les préférences de cette espèce pour les températures de 20°C et plus particulièrement pour les PH. Dans nos stations, de Mars à Mai, les températures remontent alors que l'humidité atmosphérique reste élevée. En Juillet le degré hygrométrique est relativement bas, pour remonter en Septembre. Ces conditions climatiques peuvent, dans une certaine mesure, expliquer la présence ou l'absence de cette espèce dans la nature.

Mortierella ramaniana disparaît pratiquement dans les pots, alors qu'il est relativement abondant dans nos stations. La litière de E. pinnatum n'est pas pure, mais étroitement mêlée à celle de la Bryophyte sur laquelle ce micromycète est fréquent. La production élevée de spores, son caractère glucophile permettent probablement à ce Phycomycète de se développer sur les feuilles de la Graminée.

Les fructifications d'Ischochyta graminicola sont visibles en Janvier dans nos stations d'Uruffe et se retrouvent sur les fragments incubés à 5°C en atmosphère humide et moins fréquemment dans les PH 5-20. La formation de pycnides de cette espèce semble

Tableau 22: isolement sur disques de malt-chloramphénicol. Fragments de B. pinnatum non stérilisés en surface.

P: présent en abondance

PF: fréquence d'apparition peu élevée.

Champignons	Nature	Labo		5°		20°		5 - 20°	
		PC	CC	CC	PC	CC	CC	CC	CC
<u>Acrospermum compressum</u>									
Tode ex Fr. (forme conidienne)	PF	PF	PF	P	P	PF		PF	F
<u>Chaetomium globosum</u>	↓	↓	↓	↓	↓	↓		↓	
Kuntz.	P	P	P	P	P	P	P		
<u>Mortierella ramanniana</u>	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	
(Koeller) Linneman	P	P							
<u>Cladosporium herbarum</u>	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	
Link.	↓	↓	↓	↓	↓	PF	PF		
<u>Alternaria tenuis</u>	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	
Nees.	P	PF				PF	PF		
<u>Epicoccum nigrum</u>	↓	↓	↓	↓	↓			↓	
Link.	↓	↓	↓	↓	↓			↓	
Mycelium stérile	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	
70 B	P			P					F
<u>Trichoderma viride</u>	↓	↓	↓	↓	↓			↓	
Pera ex St. Gray	↓	↓	↓	↓	↓			↓	
<u>Pyrenochaeta leptospora</u>	↓	↓	↓	↓	↓				
Briard et Sacc.	P	P	P	P	P				
<u>Accroniella atra</u>	↓	↓	↓	↓	↓				
Sacc.		P	P						

être liée aux basses températures et aux hautes humidités atmosphériques.

Leptosphaeria culmifraga ne se développe que dans les PS et la nature en Mai. Les récentes expériences de Lacoste (1965) ont démontré que les différentes espèces de ce genre ne fructifiaient bien qu'en éclaircissement alterné à 10°C et surtout à 18°C. Ces conditions se retrouvent devant les fenêtres de notre laboratoire et dans nos stations au printemps.

C'est dans les PS et en fin d'expérience que nous avons observé les fructifications de Dinemasporium graminaceum. D'après nos résultats il semble que cette espèce s'adapte mieux aux basses températures. Dans nos stations, c'est en Novembre et Janvier et en fin de décomposition que cette espèce apparaît le plus souvent.

Trichoderma viride, enfin, se comporte en champignon saisonnier. Il est surtout visible en Septembre et Novembre de chaque année. On le retrouve également dans les pots à 20°C et en laboratoire.

3) Conclusions.

La pauvreté de la mycoflore de Ps. purum et l'absence de fructifications, si nombreuses sur les feuilles de B. pinnatum, est frappante.

En modifiant la température, l'humidité et dans une certaine mesure la lumière, il n'était nullement dans nos intentions de définir l'optimum de croissance et de fructification d'une espèce isolée, mais son optimum au sein d'une association de microorganismes. Il en ressort que des conditions sèches et chaudes, par exemple, favorisent Acremonia atra, celles humides et chaudes, Chaetomium globosum ou Stachybotrys chartarum. Dans les pots "laboratoire"

ou à 5°C c'est 70 B qui prédomine.

Pour la Bryophyte, l'incubation in situ ou in vitro ne montre aucune différence sensible, sinon la disparition progressive des deux basidiomycètes sur les fragments "brun" et "sol". La pauvreté de la mycoflore nous empêche de faire des comparaisons et constatations aussi intéressantes que dans le cas de B. pinnatum.

La prolifération des deux basidiomycètes n'est peut être due qu'à un microclimat particulier. Ces deux organismes ne se sont pas développés sur les différents milieux de culture que nous avons utilisés jusqu'à présent, pas plus que sur les Mousses stériles ou non. Le mycélium du basidiomycète blanc présente cependant certaines analogies avec celui prélevé à la base des carpophores d'une Russule (Russula emetica) trouvée fréquemment sur nos stations. Faute d'avoir pu comparer les cultures de ces deux microorganismes, il est impossible de se prononcer avec certitude. Mais comme l'ont montré nos observations en microscopie électronique (Kilbertus et al 1970) ces deux basidiomycètes n'interviennent pas directement dans la décomposition de la Bryophyte.

D'autres auteurs ont signalé des basidiomycètes sur les Mousses. Tamm (1954) constata la présence occasionnelle d'un champignon supérieure à mycélium blanc à la base des fragments verts d'Hylocomium splendens. Chastard (1967) a isolé Collybia bryophila qui intervient activement dans la décomposition des Sphaignes.

Ainsi, contrairement à ce que nous avons observé sur les feuilles de la Graminée, les fructifications fongiques sur la Mousse sont rares ou absentes. Toutefois les parties sénescentes ou mortes de Ps. purum sont recouvertes d'un feutrage dense, où nous avons reconnu deux basidiomycètes. Malgré l'abondance de ces champignons, il ne semble pas qu'il existe de relations trophiques entre la Mousse et ces deux organismes.

Tableau 26: Succession de champignons sur les fragments de Le. piceae
incubés à 5-20°C

Champignon	Déc.66	Fév.67		Avr.67		Juin
		PS	PH	PS	PH	PS
<u>Alternaria tenuis</u> Pers.	1	1	1	1		2
<u>Penicillium</u> <u>glabrum</u> Link.	1		1			3
<u>Oidiodendron</u> <u>ecbinulatum</u> Barrois	2	1			1	
<u>Mortierella ramanniana</u> (Moeller) Link.	3	3	3	1	1	1
<u>Pyrenochaeta</u> sp.	2					
<u>Trichoderma viride</u> Pers. ex Gr Gray	1	5		3	2	2
<u>Mucor hiemalis</u> Wenner	1			1	1	
<u>Epicozum nigrum</u> Link.	1	1	1	1	3	
<u>Penicillium lapidosum</u> Raper et Peniel	1				1	
<u>Penicillium purpurogenum</u> Stoll.	1	1	1	1	3	3
<u>Penicillium spinulosum</u> Thom.		1	1		1	
Mycélium brun stérile		1	1	1		
<u>Oidiodendron echinulatum</u> Barrois		2	2		2	
<u>Chrysosporium pannorum</u> (Link.) Hughes			1			
<u>Cephalosporium</u> sp.						
<u>Gnaetomium globosum</u> Kuntz.			3	4		
<u>Stachybotrys chartarum</u> (Herenb.) Hughes				4		3
Basidiomycète brun		1				
Basidiomycète blanc			1			
<u>Trichocladium asperum</u> Harz.						
<u>Trichocladium</u> <u>asperum</u> Harz.						
<u>Fusarium oxysporum</u> Herenb.						3
<u>Oidiodendron echinulatum</u> Barrois						
<u>Penicillium notatum</u> Westling						
<u>Cunninghamella echinulata</u> Thaxter						
<u>Chaetomium indicum</u> Corda						
<u>Aspergillus</u> sp.						
<u>Aspergillus</u> <u>glaucus</u> Berk.						
<u>Geotrichum</u> sp.						

5: toujours présent 4: présent dans 4/5 des cas 3: présent dans 3/5 des cas
cas 2: présent dans 2/5 des cas 1: présent dans 1/5 ou moins des cas

Tableau 25 : Succession de champignons sur les fragments de Ps. purum
incubés à 20°C

Champignons	V E R T					
	Déc.66	Fév.67		Avr.67		Juin
		PS	PH	PS	PH	PS
<u>Alternaria tenuis</u> Berk.	1					
<u>Penicillium laterale</u> Sacc.	1	4		3		1
<u>Cladosporium herbarum</u> Link.	2		1			
<u>Mortierella ramanniana</u> (Moellier) Linn.	3	2	1			1
<u>Hyphochytrium</u> sp.	2	2	1			
<u>Trichoderma viride</u> Pers. ex L. Berk.	1			3	2	4
<u>Mucor hiemalis</u> Wenner	1		1			
<u>Epicoecium nigrum</u> Link.	1	1	2			
<u>Penicillium lapicolum</u> Raper et Fennel	1					
<u>Penicillium purpurogenum</u> Stoll.	1	3	3		2	3
<u>Penicillium spinulosum</u> Thom.		2	3			1
Mycélium brun stérile		1		1		
<u>Cidiodendron echinulatum</u> Barron		3	2			
<u>Caryosporium pannorum</u> (Link.) Hughes						
<u>Cephalosporium</u> sp.						
<u>Chaetomium globosum</u> Kuntz.						2
<u>Stachybotrys chartarum</u> (Ehrenb.) Hughes		3	2	3		4
Basidiomycète brun			1			1
Basidiomycète blanc				1		
<u>Trichocladium ligninum</u> Sacc.						
<u>Phaeoacremonium</u> sp.						1
<u>Fusarium oxysporum</u> Ehrenb.						
<u>Cidiodendron rhodogenum</u> Robak.						
<u>Penicillium notatum</u> Westling						
<u>Cunninghamella echinulata</u> Thaxter						
<u>Chaetomium indicum</u> Corda						
<u>Piricauda</u> sp						
<u>Absidia glauca</u> Hagem.						
<u>Oedocephalum</u> sp.						

5: toujours présent 4: présent dans 4/5 des cas 3: présent dans 3/5 des cas
cas 2: présent dans 2/5 des cas 1: présent dans 1/5 ou moins de cas

Tableau 24: Succession de champignons sur les fragments de PS. purus
incubés à 5°C

Champignons	V E R S					
	Déc.66	Fév.67		Avr.67		Juin
		PS	PH	PS	PH	PS
<u>Alternaria tenuis</u> Nees.	1	1	1	1		
<u>Penicillium luteum</u> Zuckal	1					
<u>Cladosporium herbarum</u> Link.	2		1	1		
<u>Mortierella ramanniana</u> (Sacc.) Link.	3	4	4	1	1	1
<u>Pyrenochaeta</u> sp.	2					
<u>Trichoderma viride</u> Pers. ex SP Gray	1					
<u>Mucor hiemalis</u> Wehmer	1		1	1		1
<u>Epicoccum nigrum</u> Link.	1		1			
<u>Penicillium lapidosum</u> Raper et Pammel	1		1		1	
<u>Penicillium purpurogenum</u> Stoll.	1	1	1	1	1	1
<u>Penicillium spinulosum</u> Thom.		1	3	1	4	
Mycélium brun stérile		1	2	1	1	1
<u>Oidiodendron echinulatum</u> Barron		3	4	2	1	
<u>Chrysosporium pannorum</u> (Link.) Hughes				1	1	1
<u>Cephalosporium</u> sp.		2				2
<u>Chaetomium globosum</u> Kuntz.						3
<u>Stachybotrys chartarum</u> (Ehrenb.) Hughes						
Basidiomycète brun				1		
Basidiomycète blanc					1	
<u>Trichocladium asperum</u> Harz.						3
<u>Phisopus nigricans</u> Schlecht.						1
<u>Fusarium oxysporum</u> Ehrenb.						
<u>Oidiodendron rhodogenum</u> Robak.						1
<u>Penicillium notatum</u> Westling						1
<u>Cunninghamella echinulata</u> Thaxter						
<u>Chaetomium indicum</u> Corda						
<u>Piricauda</u> sp						
<u>Absidia glauca</u> Hagem.						
<u>Oedocephalum</u> sp.						

5: toujours présent 4: présent dans 4/5 des cas 3: présent dans 3/5 des cas
cas 2: présent dans 2/5 des cas 1: présent dans 1/5 ou moins de 1/5 des cas

**Tableau 23: Succession de champignons sur les fragments de Ps. purum
incubés en laboratoire (PH 1 et PS 1)**

Champignons	V E R T					
	Déc.66	Fév.67		Avr.67		Juin
		PS	PH	PS	PH	
<u>Alternaria tenuis</u> Nees.	1	1	1	3		
<u>Penicillium luteum</u> Zuckal	1	1				3
<u>Cladosporium herbarum</u> Link.	2	1	1	1	1	
<u>Mortierella ramanniana</u> (Moeller) Linn.	3	5	1	4	1	2
<u>Pyrenochaeta</u> sp.	2					
<u>Trichoderma viride</u> Pers. ex SP Gray	1		3			
<u>Mucor hiemalis</u> Wehmer	1	1	3	1	1	4
<u>Epicoccum nigrum</u> Link.	1	2	1	1		
<u>Penicillium lapidosum</u> Raper et Pammel	1				2	
<u>Penicillium purpurogenum</u> Stoll.	1	1			1	
<u>Penicillium spinulosum</u> Thom.		1				1
Mycélium brun stérile		1	1	1	1	1
<u>Oidiodendron echinulatum</u> Barron		3		3	2	
<u>Chrysosporium pannorum</u> (Link.) Hughes					1	4
<u>Cephalosporium</u> sp.				1		
<u>Chaetomium globosum</u> Kuntz.				2		
<u>Stachybotrys chartarum</u> (Ehrenb.) Hughes						
Basidiomycete brun		1			1	
Basidiomycète blanc			1			
<u>Trichocladium asperum</u> Harz.						
<u>Rhizopus nigricans</u> Schlecht.						
<u>Fusarium oxysporum</u> Ehrenb.						
<u>Oidiodendron rhodogenum</u> Robak.						
<u>Penicillium notatum</u> Westling						
<u>Cunninghamella echinulata</u> Thaxter						
<u>Chaetomium indicum</u> Corda						
<u>Piricauda</u> sp						
<u>Absidia glauca</u> Hagem.						
<u>Oedocephalum</u> sp.						

5: toujours présent 4: présent dans 4/5 des cas 3: présent dans 3/5 des cas
cas 2: présent dans 2/5 des cas 1: présent dans 1/5 ou moins de 1/5 des cas

100

100

100

100

100

100

2

1

4

1

1

2

4

1

VIII. INTERACTION DES CHAMPIGNONS.

Les études comparées des mycoflores de la Mousse et de la Graminée ont montré que certaines espèces fongiques ne se trouvent que sur les débris de l'une de ces plantes bien que leurs litières soient étroitement mêlées dans la nature. Cette distribution est en faveur de la notion de spécificité de la microflore des litières défendue par divers auteurs (Mikola et Hintikka 1956, Meyer 1960). Dans ce chapitre nous allons essayer de démontrer que l'interaction des champignons à la surface des fragments végétaux peut être tenue comme partiellement responsable de cette spécificité.

A. MATERIEL ET METHODES.

1) Matériel.

Parmi les douze champignons utilisés au cours de cette étude, trois ne furent isolés qu'à partir de la Mousse: Chrysosporium pannorum, Penicillium spinulosum et Chaetomium indicum alors que Acremonia atra, Aureobasidium pullulans et le mycélium stérile 70 B ne furent mis en évidence que sur la Graminée. Les autres micromycètes sont communs aux deux plantes, mais apparaissent sur ces végétaux à des époques et ^{avec} des fréquences différentes. Il s'agit de Mortierella ramanniana, Stachybotrys chartarum, Trichoderma viride, Chaetomium globosum, Alternaria tenuis et Cladosporium herbarum, ces trois derniers manifestant toutefois une préférence pour la Graminée. La

production de spores par ces espèces est très élevée. Seul 70 B ne fructifie pas, par contre il produit de très nombreuses chlamydosporos dans le milieu de culture.

2) Méthodes.

Nous avons étudié deux paramètres conditionnant l'implantation et le maintien d'un champignon sur les organes aériens d'une plante: la vitesse de croissance et l'interaction des espèces.

a) Vitesse de croissance.

Nous avons déposé au centre d'une boîte de Pétri contenant du milieu maltéa-gélosé, un disque couvert de mycélium, taillé à l'emporte pièce dans une culture pure (Fig. 7). Après six jours de croissance, la surface des souches a été mesurée à l'aide d'un planimètre.

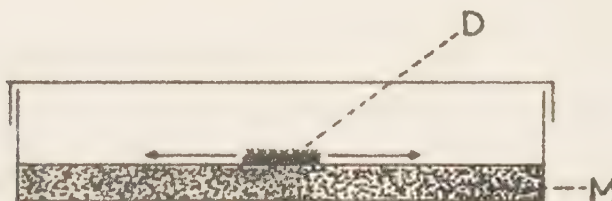


Figure 7: Dispositif expérimental pour l'étude des vitesses de croissance. M: milieu de culture maltéa-gélosé, D: disque couvert de mycélium.

b) Interaction des champignons.

Nous avons disposé à la périphérie de boîtes de Pétri et diamé-

tralement opposés, deux disques de même taille, couverts d'une culture pure de champignons. Nous avons ainsi dans chaque boîte deux espèces différentes qui vont s'affronter (Fig. 8).



Figure 8: Dispositif expérimental pour l'étude des interactions.
M: milieu de culture. A: disque couvert d'une culture pure d'une espèce A; B: disque avec une espèce B.

B. RESULTATS.

1) Vitesse de croissance.

Les résultats figurent dans le tableau 27. Ils nous permettent de classer les champignons en cinq catégories:

- a) Croissance très rapide: Trichoderma viride - Chrysosporium pannorum.
- b) Croissance rapide: Mortierella ramanniana - 70 B - Alternaria tenuis - Chaetomium globosum.
- c) Croissance moyenne: Chaetomium indicum
- d) Croissance lente: Aureobasidium pullulans - Acremoniella atra - Penicillium spinulosum - Stachybotrys chartarum.
- e) Croissance très lente: Cladosporium herbarum.

Tableau 27: Vitesse de croissance des différentes espèces utilisées
(moyenne de cinq mesures).

Champignons	<u>Chrysosporium</u> <u>pannorum</u>	<u>Penicillium</u> <u>spinulosum</u>	<u>Mortierella</u> <u>ramanniana</u>	<u>Chaetomium</u> <u>indicum</u>	<u>Stachybotrys</u> <u>chartarum</u>	<u>Trichoderma</u> <u>viride</u>	<u>Chaetomium</u> <u>globosum</u>	<u>Alternaria</u> <u>tenuis</u>	<u>Cladosporium</u> <u>herbarum</u>	<u>Acremoniella</u> <u>atra</u>	<u>Aureobasidium</u> <u>pullulans</u>	70 B
S	46	9,1	33	17	6,1	48,5	29,6	30,2	2,5	10,8	12,3	35

S: surface en cm^2 couverte après 6 jours

2) Interactions.

Les résultats sont consignés dans le tableau 28. L'étude des interactions a été faite selon les critères suivants:

- Les champignons dont la croissance est arrêtée et qui sont par la suite envahis par l'autre espèce.
- Ceux qui arrêtent et envahissent l'autre culture.
- Ceux qui s'interpénètrent ou qui s'arrêtent mutuellement.

a) Parmi les espèces dont la croissance est arrêtée et qui par la suite sont envahies par l'autre espèce, nous pouvons citer: Acremoniella atra, Aureobasidium pullulans et Cladosporium herbarum. Il est à remarquer que ces organismes sont isolés uniquement ou surtout sur les feuilles de Brachypodium pinnatum et que leurs vitesses de croissance sont en général inférieures à celles des autres micromycètes étudiés.

b) Dans la deuxième catégorie (champignon capable d'arrêter la croissance de l'autre espèce et d'envahir le territoire occupé par celle-ci) nous pouvons faire entrer: Penicillium spinulosum, Stachybotrys chartarum et Trichoderma viride. La première espèce ne se rencontre que sur les Mousses, la seconde montre une préférence pour Pseudoscleropodium purum et la troisième croît indifféremment sur les deux plantes utilisées.

Des trois espèces, P. spinulosum semble être la plus agressive, puisqu'elle est seulement contenue, sans que sa croissance soit arrêtée, par T. viride, Chaetomium globosum et Chrysosporium pannorum. Toutes les autres espèces, y compris St. chartarum sont envahies. P. spinulosum est réputé produire des antibiotiques, surtout à l'encontre des bactéries (Birkinshaw et Raistrick 1931, Kondo et Takashi 1947, Raper et Thom 1949).

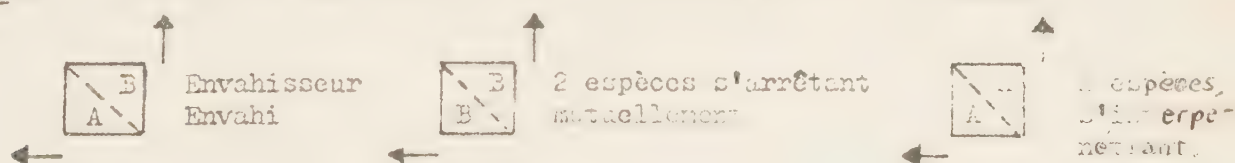
La production d'antibiotique par St. chartarum (= St. atra Corda) a été mise en évidence dès 1947 par Brian et Hemming lors de l'étude de 166 champignons imparfaits. Ici, ce micromycète inhibe la croissance de toutes les espèces (sauf P. spinulosum) en libérant une substance antifongique apparemment très active. Autour de cet organisme à croissance lente, il apparaît constamment une bande d'inhibition de 0,2 à 1 cm de large et qu'il occupe progressivement par la suite.

Outre sa vitesse de croissance élevée, il est prouvé que T. viride sécrète un principe toxique pour les bactéries et les champignons. Brian et Mc Gowan (1945) isolèrent à partir de cette espèce une substance appelée "Viridine". Dans notre cas, seuls P. spinulosum et St. chartarum ne sont pas sensibles à l'action de T. viride et au contraire arrêtent la croissance de ce dernier.

etc

	Mycélium stérile 70B	Aureobasidium pullulans	Acremoniella ~~atra~~ <i>atra</i>	Cladosporium herbarum	Alternaria tenuis	Chaetomium globosum	Trichoderma viride	Stachybotrys ~~atra~~ <i>atra</i>	Chaetomium indicum	Mortierella ramanniana	Penicillium spinulosum
<u>Chrysosporium</u> <u>pannorum</u>	B / A	B / A	B / A	B / A	B / A	B / A	B / A	B / A	B / A	B / A	B / A
<u>Penicillium</u> <u>spinulosum</u>	A / B	A / B	A / B	A / B	A / B	A / B	A / B	A / B	A / B	A / B	A / B
<u>Mortierella</u> <u>ramanniana</u>	B / A	B / A	B / A	B / A	B / A	B / A	B / A	B / A	B / A	B / A	B / A
<u>Chaetomium</u> <u>indicum</u>	B / A	B / A	B / A	B / A	B / A	B / A	B / A	B / A	B / A	B / A	B / A
<u>Stachybotrys</u> ~~<i>atra</i>~~ <i>atra</i>	A / B	A / B	A / B	A / B	A / B	A / B	A / B	A / B	A / B	A / B	A / B
<u>Trichoderma</u> <u>viride</u>	A / B	A / B	A / B	A / B	A / B	A / B	A / B	A / B	A / B	A / B	A / B
<u>Chaetomium</u> <u>globosum</u>	B / A	B / A	B / A	B / A	B / A	B / A	B / A	B / A	B / A	B / A	B / A
<u>Alternaria</u> <u>tenuis</u>	B / A	B / A	B / A	B / A	B / A	B / A	B / A	B / A	B / A	B / A	B / A
<u>Cladosporium</u> <u>herbarum</u>	A / B	A / B	A / B	A / B	A / B	A / B	A / B	A / B	A / B	A / B	A / B
<u>Acremoniella</u> <u>atra</u>	A / B	A / B	A / B	A / B	A / B	A / B	A / B	A / B	A / B	A / B	A / B
<u>Aureobasidium</u> <u>pullulans</u>	B / A	B / A	B / A	B / A	B / A	B / A	B / A	B / A	B / A	B / A	B / A

Tableau 28 : Interaction des champignons de la Mousse et de la Graminée.



c) Chaetomium globosum, Ch. indicum, Alternaria tenuis, Mortierella ramanniana, Chrysosporium pannorum et 70 B constituent troisième groupe.

Ch. globosum n'est envahi que par St. chartarum et T. viride. Certaines espèces de Chaetomium produisent un antibiotique appelé "Chetomine" (Waksman et Bugie 1944, Geiger 1949). Plus récemment Berry et Maier (1963) ont mis en évidence une action antagoniste marquée de Ch. globosum vis à vis de Fusarium solani.

Ch. indicum a un comportement identique à l'espèce précédente: seuls P. spinulosum, St. chartarum et T. viride empêchent son développement.

A l'intérieur du genre Alternaria, un champignon: A. solani est connu comme produisant une substance antifongique: l'acide alternarique, inhibant en particulier St. chartarum (Brian 1946). Notre micromycète ne semble pas sécréter cette substance puisqu'il est submergé par plusieurs espèces, en particulier St. chartarum.

Ce sont encore P. spinulosum, St. chartarum et T. viride qui arrêtent ou envahissent les cultures de Chrysosporium pannorum, Mortierella ramanniana et 70 B.

C. CONCLUSIONS.

Bien que des expériences d'antagonisme in vitro, c'est à dire des conditions artificielles ne renseignent qu'imparfaitement sur les antagonismes dans la nature, elles peuvent néanmoins expliquer, dans

une certaine mesure, l'absence de certains champignons sur la Mousse et la prédominance des espèces de la Bryophyte.

Parmi les trois espèces inhibées, deux ne furent isolées qu'à partir de la Graminée: Aureobasidium pullulans et Acremonia atra, alors que Cladosporium herbarum marque une préférence pour Brachypodium pinnatum. La vitesse de croissance de ces trois microorganismes est lente.

Deux espèces rencontrées surtout sur la Mousse (Penicillium spinulosum et Stachybotrys chartarum) sortent vainqueur du duel qui les oppose aux autres microorganismes, malgré une vitesse de croissance sensiblement identique à celle des champignons précédemment cités. Trichoderma viride, qui croit indifféremment sur les deux plantes, est aussi actif que ces deux micromycètes, mais sa vitesse de croissance est élevée.

Dans la nature, d'autres facteurs interviennent (la plante hôte, le climat, etc..) et peuvent modifier les données précédentes. Il faudra donc tenir compte de ces dernières pour pouvoir préciser la notion de spécificité des litières.

IX. ACTION DES EXTRAITS AQUEUX DE MOUSSE ET DE BRACHYPODE SUR DIVERSES CHAMPIGNONS.

Les interactions expliquent peut être l'absence de certains champignons sur la Mousse, mais non la faible fréquence ou le défaut de présence de certains micromycètes sur la Graminée. C'est pourquoi nous avons entrepris de vérifier l'action des extraits aqueux provenant de ces deux plantes, ces extraits pouvant éventuellement influencer qualitativement et quantitativement la microflore de Ps. purum et B. pinnatum.

A. MATERIEL ET METHODES.

1) Milieux de culture.

Nous avons réalisé des milieux de culture liquides pour étudier l'influence des extraits sur la production de mycelium de certains micromycètes et un milieu solide pour vérifier l'action de ces mêmes extraits sur la microflore totale d'un sol.

a) Milieux liquides.

- Témoins: ce milieu est constitué de 15g de malt pour un litre d'eau. Il est filtré à chaud sur du coton de verre afin d'éliminer les dépôts et avoir un liquide parfaitement limpide.
- Pour les milieux aux extraits de Mousse et de Graminée, des quantités de 1g de fragments végétaux sont agités mécaniquement dans 100ml d'eau stérile durant 4 heures. Le liquide recueilli

est stérilisé à froid sur filtre millipore. Deux milieux à concentrations différentes en extraits sont préparés de la façon suivante:

125ml d'extraits sont transvasés aseptiquement à l'aide d'une seringue dans 875ml d'eau contenant 15g de malt. Ce dernier mélange est préparé de la même manière que le milieu témoin. Nous obtenons ainsi un milieu à 12,5% d'extrait.

500ml d'extraits sont ajoutés à 500ml d'eau contenant 15g de malt. C'est le milieu à 50% d'extrait.

b) Milieu solides

Parallèlement nous avons réalisé des milieux gélosés en additionnant à l'eau et aux 15g de malt, 15g de gélose (uniquement avec l'extrait de Mousse). Ces milieux solides sont ensemencés à l'aide d'une suspension dilution provenant d'un sol dépourvu de Mousses.

2) Cultures et microorganismes utilisés.

11 champignons sont cultivés: Penicillium spinulosum, Chrysosporium pannorum, Chaetomium indicum, Stachybotrys chartarum, Mortierella ramanniana, Trichoderma viride, Chaetomium globosum, Cladosporium herbarum, Alternaria tenuis, Acremonium atra et Aureobasidium pullulans.

Chacun de ces micromycètes est ensemencé en boîte de Pétri contenant exactement 10ml d'un milieu de culture au malt-gélosé. Lorsque la culture a recouvert uniformément le milieu, des carrés de 25mm² sont découpés à une distance définie du point d'ensemencement (2cm) afin que les prélèvements soit d'âge identique.

Chacun de ces carrés recouvert du mycélium du champignon est transporté aseptiquement dans une fiole de 150ml contenant 50ml de milieu liquide. Avec chaque champignon nous avons ainsi ensemencé:

- 5 fioles de milieu témoin.
- 5 " " " à 12,5% d'extrait.
- 5 " " " à 50% d'extrait.

Les fioles sont placées sur un bain- marie agité et maintenues à $25^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$. Après 7 jours, le mycélium produit est recueilli, lavé, séché à 105°C et pesé.

3) Expression des résultats.

Afin de simplifier les commentaires et les tableaux, nous utilisons les abréviations suivantes:

T: témoin

V 1: milieu à 12,5% d'extrait provenant des plantes vertes.

V 2: " " 50% " " " " "

B 1: " " 12,5% " " " " brunes

B 2: " " 50% " " " " "

S 1: " " 12,5% " " " " "sol"

S 2: " " 50% " " " " "

Extrait BR: extrait de Brachypode.

Extrait M: extrait de Mousse.

Pour chaque série de 5 fioles, nous avons calculé la moyenne μ et l'écart type s . Afin de comparer les séries de mesures avec les témoins, nous avons appliqué le test F:

= : pas de différence significative.

* : différence significative ($F^{0,05}$)

** : différence hautement significative ($F^{0,01}$).

B. RESULTATS.

1) Chrysosporium pannorum.

Les isollements de Ch. pannorum ne se sont faits tout au long de l'année qu'à partir de Ps. purum et essentiellement des fragments verts. L'action défavorable des extraits BR peut dans une certaine mesure expliquer l'absence de cette espèce sur la Graminée (Tableau 29).

Tableau 29: Action des extraits BR et M sur Ch. pannorum.

	BR					M						
	T	V1	V2	B1	B2	T	V1	V2	B1	B2	S1	S2
μ en mg	56,4	31,4	64,2	15,8	38,4	59,0	78,0	57,0	61,4	81,4	75,4	50,0
s	6,1	7,2	8,8	3,4	8,2	5,7	1,2	1,7	6,0	7,0	2,8	5,0
F		**	-	**	-		**	-	-	**	**	-

Les faibles concentrations en extrait BR sont défavorables à la croissance de Ch. pannorum. L'extrait M est bénéfique dans le cas de V1, B2 et S1. Dans tous les autres cas les différences ne sont pas significatives.

2) Penicillium spinulosum.

Seuls les fragments de Ps.purum ont permis l'isolement de ce micromycète, et avec des fréquences d'apparition élevées. L'action des extraits aqueux M explique, plus encore que dans le cas de Ch. pannorum, la présence abondante et continue de P.spinulosum sur les différentes parties de la Bryophyte.

Tableau 30: Action des extraits BR et M sur P.spinulosum.

	BR					M						
	T	V1	V2	B1	B2	T	V1	V2	B1	B2	S1	S2
μ en mg	65,6	44,2	78,2	67,6	38,6	72,4	123,0	141,8	135,6	137,0	110,5	170,0
s	18,6	26,0	4,0	11,1	5,7	1,9	11,4	8,4	21,6	6,8	10,0	18,0
F	-	-	-	-	*	**	**	**	**	**	**	**

L'extrait BR a une action inconstante, non démontrée, sauf B2 qui est défavorable. La production de mycélium est toujours stimulée par l'extrait M.

3) Mortierella ramanniana.

Ce micromycète montre une préférence très nette pour les débris de la Mousse.

Tableau 31: Action des extraits BR et M sur Mortierella ramanniana.

	BR					M						
	T	V1	V2	B1	B2	T	V1	V2	B1	B2	S1	S2
μ en mg	87,2	97,4	247,7	78,4	104,6	87,2	108,1	150,4	84,0	82,0	90,7	87,0
s	3,9	7,1	15,7	5,0	6,6	1,6	5,1	13,4	3,7	6,5	4,7	2,5
F	-	**	-	-	-	**	**	-	-	-	-	-

Les différences ne sont significatives que dans trois cas: V1 pour BR, V1 et V2 pour M et chaque fois l'effet est bénéfique.

4) Chaetomium indicum.

Ce champignon n'a été isolé qu'à partir de la Mousse et plus spécialement sur les fragments B et S, avec une fréquence moyenne.

Tableau 32: Action des extraits BR et M sur Ch. indicum.

	BR					M						
	T	V1	V2	B1	B2	T	V1	V2	B1	B2	S1	S2
μ en mg	108,4	185,5	193,2	177,4	170,6	108,4	185,4	193,2	133,7	175,4	200,4	231,0
s	5,5	29,6	13,6	31,1	43,9	5,4	23,9	13,8	5,3	28,1	28,5	5,3
F		**	**	**	**		**	**	*	**	**	**

L'addition d'extraits BR ou M permet dans tous les cas une production de mycélium plus importante qu'avec le témoin.

5) Stachybotrys chartarum.

Trouvé une seule fois sur B. pinnatum en fin d'étude, ce micro-mycète est isolé avec une fréquence faible sur les fragments V et B de la Bryophyte.

L'apport d'extrait BR est toujours défavorable à St. chartarum. Il en est de même pour l'extrait M, sauf dans trois cas: sans action pour V2 et S2 et bénéfique pour V1. (Tableau 33)

Tableau 33: Action des extraits BR et M sur St. chartarum.

	BR					M						
	T	V1	V2	B1	B2	T	V1	V2	B1	B2	S1	S2
μ en mg	190,5	148,2	135,0	123,6	151,5	191,4	220,2	200,4	168,4	98,0	98,6	206,7
s	10,3	8,4	7,0	19,1	14,3	10,3	11,4	8,5	9,9	6,9	6,0	6,5
F		**	**	**	**		**	-	**	**	**	-

6) Trichoderma viride.

T. viride a toujours été mis en évidence avec une fréquence moyenne sur toutes les parties de la Mousse et de la Graminée.

Tableau 34: Action des extraits BR et M sur T. viride.

	BR					M						
	T	V1	V2	B1	B2	T	V1	V2	B1	B2	S1	S2
μ en mg	70,2	27,8	76,0	103,2	76,8	74,0	78,0	137,4	114,4	104,4	94,8	77,1
s	11,3	5,8	5,3	18,4	1,9	3,4	11,2	12,4	10,4	9,0	9,7	7,1
F		**	-	*	-		-	**	**	**	-	-

Dans le cas de l'extrait BR, l'effet de V1 est défavorable alors que celui de B1 est stimulant. L'extrait M, sans action pour V1, S1 et S2, est bénéfique dans tous les autres cas.

7) Chaetomium globosum.

Sur les feuilles de Graminée ce champignon est toujours présent abondamment. Par contre sur la Mousse, c'est essentiellement sur les parties vertes et avec une fréquence faible que l'on trouve ce micromycète.

Tableau 35: Action des extraits BR et M sur Ch. globosum.

	BR					M						
	T	V1	V2	B1	B2	T	V1	V2	B1	B2	S1	S2
μ en mg	253,0	239,0	230,0	304,0	267,0	245,0	252,2	232,6	269,6	289,8	246,6	144,0
s	18,2	7,2	12,5	7,3	9,0	8,3	19,0	8,6	20,2	6,9	19,2	16,7
F		-	-	**	-		-	-	-	**	-	**

Seul l'extrait BR à concentration B1 est favorable, dans les autres cas les différences ne sont pas significatives. L'extrait M est bénéfique pour B2 et dépressif pour S2.

8) Alternaria tenuis.

A.tenuis n'a jamais été isolé à partir des fragments "sol" de Ps.purum. Il a par contre été retrouvé sur toutes les autres parties de la Mousse et de la Graminée.

Tableau 36: Action des extraits BR et M sur A.tenuis.

	BR					M						
	T	V1	V2	B1	B2	T	V1	V2	B1	B2	S1	S2
μ en mg	193,7	234,6	213,2	286,2	170,4	191,8	174,5	155,6	201,8	217,5	189,4	106,7
s	7,0	1,4	6,1	7,2	22,3	23,1	13,2	9,5	13,2	9,5	10,0	11,5
F		**	**	**	-		-	**	-	-	-	-

Une action favorable se manifeste avec l'extrait BR pour V1, V2 et B1. L'extrait M n'agit qu'avec V2, dépressif.

9) Cladosporium herbarum.

Ce micromycète a été trouvé sur les parties vertes et brunes de la Graminée et sur les fragments verts de la Bryophyte.

Tableau 37: Action des extraits BR et M sur Cl. herbarum.

	BR					M						
	T	V1	V2	B1	B2	T	V1	V2	B1	B2	S1	S2
P en mg	100,6	133,5	162,2	103,6	79,0	117,2	93,0	138,0	104,2	179,0	129,0	103,6
S	13,2	18,3	7,7	3,9	10,4	10,0	8,3	14,5	9,2	10,0	28,2	4,1
F		**	**	-	*		**	**	-	**	-	-

Les extraits BR provenant des parties vertes de B.pinnatum sont nettement favorables à Cl.herbarum alors que ceux obtenus à partir des feuilles brunes tendent à avoir un effet opposé. L'action des extraits M est variable: nul avec B1, S1 et S2, bénéfique avec V2 et B2 et défavorable avec V1.

10) Acremoniella atra

Cette espèce n'a été trouvée que sur B.pinnatum et surtout in vitro.

Tableau 38: Action des extraits BR et M sur A. atra.

	BR					M						
	T	V1	V2	B1	B2	T	V1	V2	B1	B2	S1	S2
P en mg	63,5	71,6	109,2	68,4	77,7	57,7	36,9	51,6	20,7	48,7	49,8	52,1
S	4,6	4,7	15,9	3,6	3,6	1,2	6,0	5,2	4,8	8,9	7,5	4,2
F		*	**	-	**		**	-	**	-	-	-

L'extrait BR stimule la croissance du mycelium d'A. atra, sans effet. L'effet de l'extrait M n'est jamais bénéfique à ce champignon. Il est soit défavorable (V1 et B1) soit nul.

11) Aureobasidium pullulans.

Ce microorganisme n'a été isolé qu'à partir des feuilles vertes de la Graminée.

Tableau 39: Action des extraits BR et M sur A. pullulans.

	BR					M						
	T	V1	V2	B1	B2	T	V1	V2	B1	B2	S1	S2
μ en mg	108,8	128,6	176,2	125,0	109,6	104,4	94,8	121,3	56,5	57,7	64,4	65,5
s	2,8	3,5	13,1	6,0	3,6	9,1	7,2	17,0	4,0	3,2	0,8	6,4
P		**	**	-	-		-	-	**	**	**	**

A. pullulans est favorisé par les extraits BR provenant des feuilles vertes. Les extraits M sont dépressifs, sauf V1 et V2 sans action.

12) Action des extraits aqueux de Mousse sur la microflore totale d'un sol.

Les bactéries sont défavorisées (Tableau 40). Les différences entre les témoins et les milieux à l'extrait sont hautement significatives, par contre elles ne le sont pas en ce qui concerne les champignons.

De très nombreux auteurs ont étudié l'action des extraits de

extraits de Ps.purum peut donc rester efficace contrairement à ceux des litières de feuillus, ces derniers perdant progressivement leur pouvoir inhibiteur après la chute des feuilles (Beck et al 1969)

C. CONCLUSIONS.

Tableau 41 : Tableau récapitulatif.

		<u>Penicillium</u> <u>spinulosum</u>	<u>Chrysosporium</u> <u>panuorum</u>	<u>Chaetomium</u> <u>indicum</u>	<u>Stachybotrys</u> <u>chartarum</u>	<u>Mortierella</u> <u>ramanniana</u>	<u>Trichoderma</u> <u>viride</u>	<u>Chaetomium</u> <u>globosum</u>	<u>Cladosporium</u> <u>herbarum</u>	<u>Alternaria</u> <u>tenuis</u>	<u>Acremonium</u> <u>atra</u>	<u>Aureobasidium</u> <u>pullulans</u>
BR	V1	0	-	+	-	0	-	0	+	+	+	+
	V2	0	0	+	-	+	0	0	+	+	+	+
	B1	0	-	+	-	0	0	+	0	+	0	0
	B2	-	0	+	-	0	0	0	-	0	+	0
M	V1	+	+	+	+	0	0	0	-	0	-	0
	V2	+	0	+	0	+	+	0	+	-	0	0
	B1	+	0	+	-	0	+	0	0	0	-	-
	B2	+	+	+	-	0	+	+	+	0	0	-
	S1	+	+	+	-	0	+	0	0	0	0	-
	S2	+	0	+	0	0	0	-	0	0	0	-

-: Extrait défavorable
0: " sans effet
+: " favorable

Dans les limites de l'expérience, les extraits de Grainde sont à action ou défavorables à Penicillium spinulosum et à Corysoperia pannorum, champignons isolés uniquement à partir de la Mousse; contre ceux de Ps. purum leur sont presque toujours bénéfiques.

Les extraits M inhibent souvent Acremonia atra et Aureobasidium pullulans et en aucun cas ne leur sont favorables. Ces deux derniers microorganismes n'ont été trouvés que sur B. pinnatum.

Deux champignons ont un comportement spécial: Chaetomium indicum toujours favorisé et Stachybotrys chartarum presque toujours inhibé par les différents extraits des deux plantes.

En conclusion, et dans le cadre étroit de notre expérience, nous pouvons dire que les extraits aqueux M et BR n'influencent pas de façon marquée sur la croissance des micromycètes utilisés, sauf dans les cas extrêmes (lorsque le champignon n'a jamais été isolé sur la plante dont on a tiré l'extrait). L'action des extraits de Mousse est cependant très nette et dépressive sur les bactéries d'un sol n'ayant jamais supporté de Bryophytes.

X. DECOMPOSITION DE LA MOUSSE ET DE LA GRAMINEE PAR CERTAINS CHAMPIGNONS EN CULTURE PURE.

Abstraction faite des extraits aqueux, qui sont déjà des solutions de substances chimiques différentes suivant les plantes, la composition chimique de Pseudoscleropodium purum et de Brachypodium pinnatum en particulier celle des parois, constitue un autre facteur pouvant expliquer les différences qualitatives et quantitatives des microflores de ces deux plantes. C'est pourquoi nous avons décidé de cultiver sur les débris de ces deux végétaux différents champignons et de vérifier leur aptitude à les décomposer.

A. MATERIEL ET METHODES.

Cette étude a été réalisée en suivant les pertes de poids et la disparition de certaines catégories de substances. Ces résultats ont été confirmés par l'observation de coupes fines au microscope électronique à transmission.

1) Pertes de poids et analyses chimiques.

a) Matériel végétal

La Graminée est récoltée à deux stades de décomposition bien distincts:

- Les feuilles de Juillet 1968 qui sont tout au début de leur

décomposition.

- Les feuilles de 1967 ayant séjourné depuis une année sur le sol de notre station.

Nous avons également prélevé les trois strates de Ps. purum définies antérieurement.

Ces différentes parties sont triées, nettoyées. Ensuite on achève de les sécher durant 48h dans une étuve ventilée à 40°C.

b) Méthodes.

2g de matériel ainsi séchés sont introduits dans des fioles de 250ml et additionnés de 5 fois leur poids d'eau. L'ensemble est stérilisé à l'oxyde d'éthylène (procédé Stérivit) durant 55 minutes à 60°C. Après vérification de la stérilité du matériel, ces fioles sontensemencées à l'aide de disques couverts d'une culture pure de champignons (les mêmes que ceux du chapitre VIII). Elles sont enfin mises en incubation à 22°C et à l'obscurité.

Après 45 jours nous avons vérifié les pertes de poids en desséchant une fraction du matériel à 105°C durant 24 heures.

Les dosages des substances solubles dans l'alcool-benzène 1/1 et dans l'eau à 100°C ont été réalisés selon une technique dérivée de celle de Waksman et Tenney (1927), celui de la lignine selon Cowling (1960) et celui de la cellulose selon Kirschnner et Hoffer (1931).

2) Observations au microscope électronique à transmission.

Ce sont les fragments végétaux les plus décomposés qui ont été observés. Ils ont été fixés à l'acide osmique à 2% durant 1½ heure

Nous avons effectué des coupes sériées que nous avons colorées au citrate de plomb (Reynolds 1963).

B. RESULTATS.

1) Brachypode vert.

Les résultats sont exposés dans le tableau 42.

a) Pertes de poids.

Ces pertes sont comprises entre 8,8 et 30,8%. Les diminutions de poids les plus importantes sont dues, dans l'ordre, au mycélium stérile 70 B, Stachybotrys chartarum, Chaetomium globosum, Ch. indicum, et Chrysosporium pannorum. Les disparitions de matière végétale les moins élevées sont imputables à Aureobasidium pullulans et Mortierella ramanniana. Les autres champignons provoquent des pertes allant de 15,7 à 21,8%.

Malgré leur absence sur les feuilles vertes dans la nature, Chrysosporium pannorum, Penicillium spinulosum et Chaetomium indicum utilisent des quantités appréciables de matière végétale durant les 45 jours d'incubation. In situ, les feuilles sont reliées à la plante vivante, dotée de mécanismes de défense. La séparation brutale de cet organe du reste de la Graminée et sa mort rapide modifient considérablement les conditions naturelles et peuvent expliquer la décomposition active par ces micromycètes.

Tableau 42: Pertes de poids et utilisation de différentes catégories de substances (Moyenne de trois fioles)
Durée de l'expérience: 45 jours.

Composition chimique initiale:

- Matières hydrosolubles: 18,4%
- Matières solubles dans l'alcool benzène 1/1: 18,4%
- Cellulose: 25,9%
- Lignine: 21,3%

Les pertes de poids sont exprimées en % par rapport au poids sec initial, les pertes en différentes catégories de substances, en % par rapport au poids sec de ces substances initialement présentes.

Champignons	Pertes de poids	Alcool - Benzène 1/1	Eau à 100°C	Cellulose	Lignine
<u>Chrysosporium pannorum</u>	22,5	3,9	4,9	13,4	1,5
<u>Penicillium spinulosum</u>	16,2	3,6	8,8	4,4	1,2
<u>Mortierella ramanniana</u>	8,8	5,7	3,0	0,4	0,4
<u>Chaetomium indicum</u>	25,0	3,7	5,7	15,6	0,0
<u>Stachybotrys chartarum</u>	26,7	7,5	2,2	14,7	1,9
<u>Trichoderma viride</u>	16,2	2,6	7,9	3,9	1,8
<u>Chaetomium globosum</u>	25,9	9,8	2,3	13,8	1,4
<u>Alternaria tenuis</u>	21,8	12,0	5,8	4,0	1,0
<u>Cladosporium herbarum</u>	15,7	5,5	3,2	6,7	1,8
<u>Acremonium atra</u>	16,0	7,8	3,3	5,3	0,0
<u>Aureobasidium pullulans</u>	9,6	7,6	3,5	0,0	0,0
70 B	30,8	3,7	7,4	17,2	1,9

b) Disparition de certaines catégories de substances,

Les principaux décomposeurs sont aussi ceux qui utilisent le mieux la cellulose: respectivement 17,2%, 15,6%, 14,7%, 13,4% et 13,4% pour le mycélium stérile 70 B, Chaetomium indicum, Stachytotrys chartarum, Chaetomium globosum et Chrysosporium passeris. Les autres microorganismes se développent aux dépens des substances solubles dans l'eau et l'alcool-benzène.

La lignine est très peu touchée. Les pertes sont probablement dues à la disparition de précurseurs, plutôt qu'à celle de la lignine elle-même.

2) Brachypode brun.

Les résultats se retrouvent dans le tableau 43.

a) Pertes de poids,

Les résultats obtenus avec les fragments bruns sont plus significatifs au regard de la spécificité de la microflore.

Les microorganismes les plus actifs sont cette fois-ci dans l'ordre: Trichoderma viride, le mycélium 70 B, Chaetomium globosum et Acremonium atra. Ces champignons ont été isolés uniquement ou surtout à partir de la Graminée.

Les micromycètes trouvés sur la Bryophyte ont tous, sauf Stachytotrys chartarum, une activité inférieure à celle d'Aureobasidium pullulans.

b) Disparition de certaines catégories de substances,

Si les pourcentages d'utilisation des substances hydrosolubles restent comparables à ceux obtenus avec la Graminée verte, celles

Tableau 43: Pertes de poids et utilisation de différentes catégories de substances (Moyenne de trois fioles).
Durée de l'expérience: 45 jours.

Composition chimique initiale:

- Matières hydrosolubles: 12,3%
- Matières solubles dans l'alcool-benzène 1/1: 11,2%
- Cellulose: 32,2%
- Lignine: 27,5%

Les pertes de poids sont exprimées en % par rapport au poids sec initial, les pertes en différentes catégories de substances en % par rapport au poids sec de ces substances initialement présentes.

Champignons	Pertes de poids	Alcool - benzène 1/1	Eau à 100°C	Cellulose	Lignine
<u>Ch. pannorum</u>	3,9	0,0	1,7	2,6	0,0
<u>P. spinulosum</u>	5,2	0,9	4,3	0,4	0,0
<u>M. ramanniana</u>	1,3	0,4	0,4	0,0	0,0
<u>Ch. indicum</u>	3,7	0,0	3,7	0,0	0,0
<u>St. chartarum</u>	7,0	0,0	6,6	0,4	0,0
<u>T. viride</u>	10,0	0,9	4,3	5,2	0,4
<u>Ch. globosum</u>	9,7	2,6	3,5	3,5	0,0
<u>Al. tenuis</u>	7,4	0,9	5,8	0,9	0,0
<u>Cl. herbarum</u>	5,6	0,9	4,3	1,7	0,0
<u>Ac. atra</u>	9,5	0,0	5,4	4,5	0,0
<u>As. pullulans</u>	5,6	0,3	4,3	0,0	0,0
<u>Mycélium stérile</u>	9,9	0,0	5,8	4,1	0,0

solubles dans l'alcool benzène ne sont presque plus dégradées.

La décomposition de la cellulose est cette fois imputable aux champignons de la Graminée. Seul Chrysosporium pannorum avec 2,6% échappe à cette règle. Cette inhibition des champignons

bryophiles est peut être due à l'apparition de substances toxiques pour ces micromycètes. Mais cela n'est qu'une hypothèse.

Le pourcentage initial de lignine ne diminue plus.

3) Mousse verte.

Tableau 44: Pertes de poids et utilisation de différentes catégories de substances (Moyenne de trois fioles). Durée de l'expérience: 45 jours.

Composition chimique initiale:

- Matières hydrosolubles: 19,5%
- Matières solubles dans l'alcool-benzène 1/1: 19,2%
- Cellulose: 19,8%
- "Lignine" : 25,2%

Les pertes de poids sont exprimées en % par rapport au poids sec initial, les pertes en différentes catégories de substances en % par rapport au poids sec de ces substances initialement présentes.

Champignons	Pertes de poids	Alcool-benzène 1/1	Eau à 100°C	Cellulose	"Lignine"
<u>Ch. pannorum</u>	17,2	6,9	10,4	0,0	1,5
<u>P. spinulosum</u>	11,7	5,4	6,1	0,0	1,0
<u>M. ramanniana</u>	4,1	1,2	3,4	0,0	0,0
<u>Ch. indicum</u>	27,6	10,5	15,7	0,7	1,7
<u>St. chartarum</u>	29,0	11,5	16,1	0,7	1,9
<u>T. viride</u>	10,3	10,3	0,0	0,0	0,0
<u>Ch. globosum</u>	25,3	11,0	13,3	0,4	1,8
<u>Al. tenuis</u>	6,9	2,2	4,3	0,0	0,0
<u>Cl. herbarum</u>	5,5	2,0	3,6	0,0	0,0
<u>Ac. atra</u>	8,3	1,8	6,8	0,0	0,0
<u>Au. pullulans</u>	3,4	1,5	2,3	0,0	0,0
Mycélium _{70 B} stérile	25,1	12,5	13,2	0,0	2,0

a) Pertes de poids.

Lors de l'étude des pertes de poids des feuilles vertes de la Graminée, nous n'avions pas pu reconnaître deux groupes bien distincts de champignons. Mais dans le cas de la Bryophyte verte nous avons, exception faite de Chaetomium globosum et du mycélium stérile 70 B, d'une part les micromycètes isolés surtout ou uniquement à partir des fragments de la Mousse, et qui sont des décomposeurs actifs, et d'autre part les champignons trouvés essentiellement sur la Graminée et dont l'activité est faible.

Les chiffres obtenus avec Mortierella ramanniana démontrent encore une fois l'activité restreinte de cette espèce.

b) Disparition de certaines catégories de substances.

Les décomposeurs les plus actifs attaquent surtout les substances solubles dans l'eau et dans l'alcool-benzène 1/1.

La cellulose n'est plus dégradée que par trois champignons qui n'en utilisent que des quantités minimes: 0,7% (Stachybotrys chartarum), 0,7% (Chaetomium indicum) et 0,4% (Chaetomium globosum).

La "lignine" enfin, ne représente pas non plus un aliment pour ces micromycètes. La remarque faite pour le Brachypode vert (utilisation de précurseurs) reste valable ici.

4) Mousse brune.

Les résultats se trouvent dans le tableau 45.

Tableau 45: Pertes de poids et utilisation de différentes catégories de substances (Moyenne de trois fioles)
Durée de l'expérience : 45 jours.

Composition chimique initiale:

- Matières hydrosolubles: 10,5%
- Matières solubles dans l'alcool-benzène 1/1: 8,1%
- Cellulose: 25,1%
- "Lignine": 26,3%

Les pertes de poids sont exprimées en % par rapport au poids sec initial, les pertes en différentes catégories de substance, en % par rapport au poids sec de ces substances initialement présentes.

Champignons	Pertes de poids	Alcool-benzène 1/1	Eau à 100°C	Cellulose	"Lignine"
<u>Ch. pannorum</u>	3,8	3,2	0,8	0,0	0,1
<u>P. spinulosum</u>	2,2	0,9	0,9	0,0	0,0
<u>M. ramanniana</u>	0,6	0,6	0,1	0,0	0,0
<u>Ch. indicum</u>	8,0	4,6	2,7	0,0	0,1
<u>St. chartarum</u>	2,2	0,9	0,8	0,0	0,0
<u>T. viride</u>	3,8	2,6	0,8	0,0	0,0
<u>Ch. globosum</u>	2,1	2,1	0,0	0,0	0,0
<u>Al. tenuis</u>	5,0	4,2	0,7	0,0	0,0
<u>Cl. herbarum</u>	4,0	2,9	1,0	0,0	0,0
<u>Ac. atra</u>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<u>Au. pullulans</u>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Mycélium stérile 70B	6,9	4,9	2,0	0,0	0,1

a) Pertes de poids.

Elles sont comprises entre 0 et 8%. Les plus importantes sont dues à Chaetomium indicum et au mycélium stérile 70 B (8 et 6,9%). On ne constate plus aucune diminution avec Acremonia atra et Aureobasidium pullulans et seulement 0,6% dans le cas de Mortierella ramanniana. Les autres champignons provoquent des pertes comprises entre 2 et 5%.

b) Disparition de certaines catégories de substances.

Cellulose et "lignine" restent intactes. Les pertes en substances hydrosolubles sont considérablement réduites. Le chiffre le plus élevé est de 2,7% (16,1% pour la Mousse verte). Très souvent les disparitions sont inférieures à 1%.

Les prélèvements de substances solubles dans l'alcool-benzène sont pour tous les microorganismes, sauf Stachybotrys chartarum et Penicillium spinulosum, deux à trois fois plus importants que ceux des substances hydrosolubles.

5) Mousse "sol".

Les résultats sont consignés dans le tableau 46.

a) Pertes de poids.

Elles restent faibles: de 0 à 5,7%, les plus importantes sont dues cette fois-ci à Chrysosporium pannorum et au mycélium stérile 70 B, celles observées avec Mortierella ramanniana, Acremonielliella atra et Aureobasidium pullulans étant les mêmes que précédemment, à savoir 0,6%, 0% et 0%. Toutes les autres pertes sont comprises entre 1,6 et 3,5%

b) Disparition de certaines catégories de substances.

Les remarques faites pour la Mousse brune restent valables:

- La cellulose et la "lignine" ne sont pas décomposées.
- Les substances hydrosolubles et celles solubles dans l'alcool-benzène sont peu touchées.

Les très faibles pertes rendent les comparaisons difficiles.

Tableau 46: Pertes de poids et utilisation de différentes catégories de substances (Moyenne de trois fioles). Durée de l'expérience: 45 jours.

Composition chimique initiale:

- Matières hydrosolubles: 4,9%
- Matières solubles dans l'alcool-benzène 1/1: 6,2%
- Cellulose: 35,2%
- "Lignine" : 30,6%

Les pertes de poids sont exprimées en % par rapport au poids sec initial, les pertes en différentes catégories de substances en % par rapport au poids sec de ces substances initialement présentes.

Champignons	Pertes de poids	Alcool-benzène 1/1	Eau à 100°C	Cellulose	"Lignine"
<u>Ch. pannorum</u>	5,7	3,7	0,0	0,0	1,1
<u>P. spinulosum</u>	1,6	0,5	1,0	0,0	0,0
<u>M. ramanniana</u>	0,6	0,6	0,0	0,0	0,0
<u>Ch. indicum</u>	2,9	0,6	1,2	0,5	0,4
<u>St. chartarum</u>	2,9	1,2	0,3	0,0	1,1
<u>T. viride</u>	1,2	1,2	0,0	0,0	0,0
<u>Ch. globosum</u>	2,4	0,6	2,0	0,0	0,0
<u>Al. tenuis</u>	3,5	3,5	0,0	0,0	0,0
<u>Cl. herbarum</u>	2,1	2,1	0,0	0,0	0,0
<u>Ac. atra</u>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<u>Au. pullulans</u>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Mycélium stérile 70 B	4,1	1,2	2,3	0,0	0,4

6) Observations au microscope électronique à transmission.

(Planche II).

Afin de vérifier l'inhibition de la cellulolyse chez la Mousse nous avons observé des coupes fines de fragments âgés des deux plantes. La comparaison des résultats laisse entrevoir des

différences fondamentales:

- Les microorganismes sont abondants dans la lumière et la paroi des cellules de B.pinnatum (litière d'une année), mais absents dans les débris de Ps.purum (litière de 5 ans).
- Les parois des cellules sont intactes dans la Bryophyte, alors que celles de la Graminée sont fortement altérées.

Dans la Graminée les hyphes traversent souvent les parois (Photo 1) ou s'y développent en utilisant différentes substances dont la cellulose (Photos 2 et 3). Chez Ps.purum, si le contenu cellulaire a disparu, les parois restent apparemment intactes (Photo 4) ce qui confirme les résultats des analyses chimiques.

PLANCHE II.

Photographie 1: Coupe fine de feuille de B.pinnatum montrant une hyphe traversant une paroi. C: champignon. I: paroi apparemment intacte.

Photographie 2: Coupe fine de feuille de B.pinnatum. Modification de la paroi au contact direct de l'hyphe. A: paroi attaquée.

Photographie 3: Coupe fine de feuille de B.pinnatum avec onampignon sous la cuticule. D: paroi disparue.

Photographie 4: Coupe fine de tige de Ps.purum de cinq années environ. Le contenu cellulaire a disparu mais les parois restent intactes. Les hyphes n'y pénètrent pas.

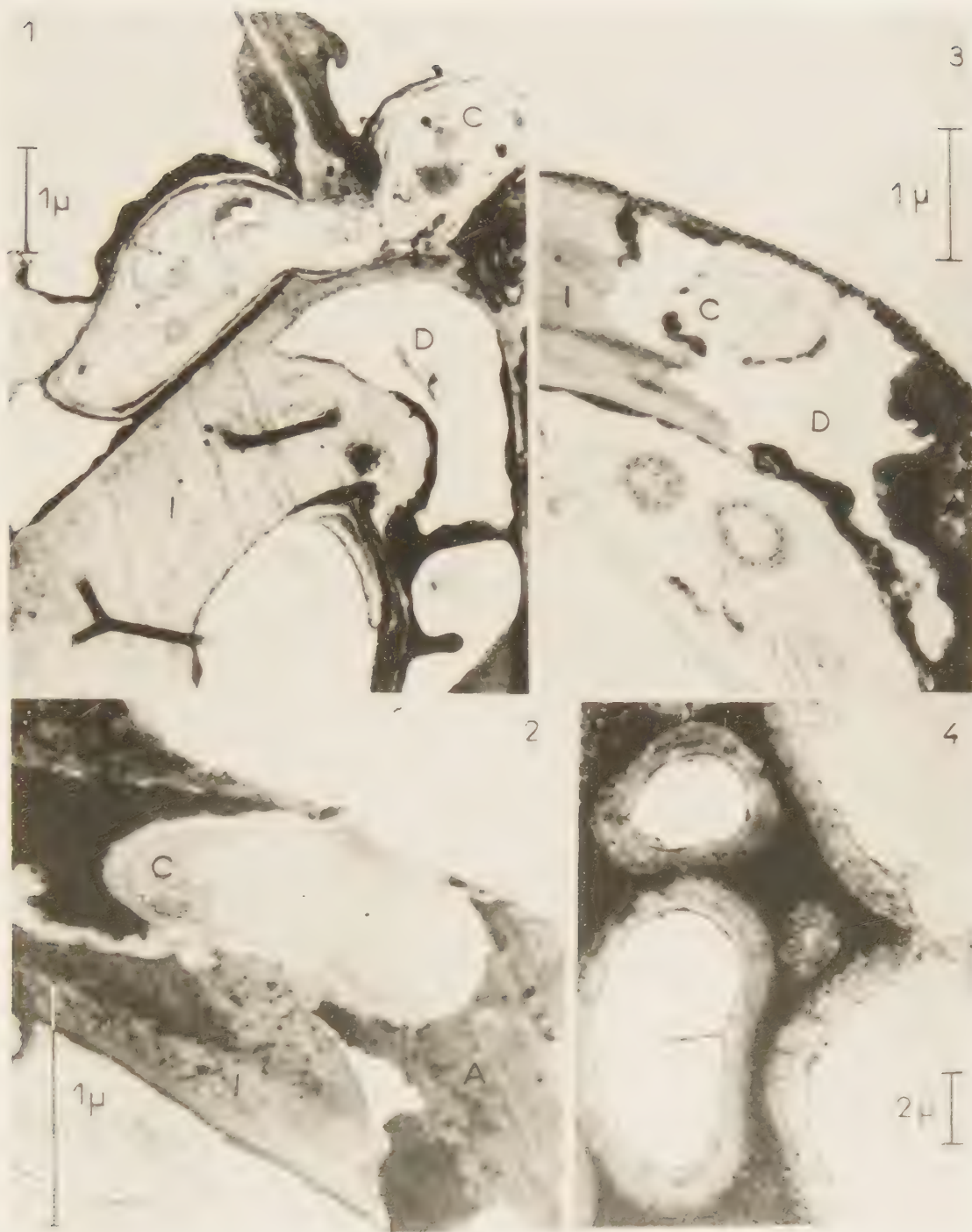


PLANCHE II

C. CONCLUSIONS.

Parmi les champignons que nous avons étudiés, nombreux sont ceux qui ont la réputation d'utiliser particulièrement certaines catégories d'aliments:

- La cellulose: Stachybotrys chartarum, Chaetomium indicum, Ch. globosum, Chrysosporium pannorum. Etant donné les résultats des expériences précédentes, nous pouvons joindre à ce groupe le mycélium stérile 70 B.

Les champignons bryophiles utilisent la cellulose de la Graminée aussi bien que les micromycètes isolés uniquement ou surtout à partir de B. pinnatum. Mais cette lyse n'est plus évidente avec les fragments bruns de Brachypode et les chiffres obtenus ne sont pas toujours à l'avantage des espèces cellulolytiques précédemment citées; les pourcentages de décomposition de la cellulose sont cette fois supérieurs avec Trichoderma viride (5,2%) et Acremonium la atra (4,5%).

Seuls Stachybotrys chartarum, Chaetomium indicum et Ch. globosum sont capables d'utiliser des quantités minimales (de 0,4 à 0,7%) de cellulose de Mousse verte, avec les fragments "sol" d'origine muscinale, il n'y a que Chaetomium indicum qui provoque encore des pertes (0,5%).

-Les lipides: Aureobasidium pullulans est capable de décomposer les lipides (Ruinen 1963). Cladosporium herbarum a été signalé très tôt comme provoquant des tâches noires sur le beurre (Weigmann 1924) et pour De Vries (1952) la production de lipases

hydrolysant la tributyrine semble être un caractère constant de ce genre. Dans notre expérience, nous pouvons constater que ces champignons utilisent les substances solubles dans l'alcool-benzène 1/1. Alternaria tenuis et Trichoderma viride se rapprochent de ces deux espèces.

- L'importance mineure de Mortierella ramanniana est confirmée. C'est un champignon glucophile.

Les champignons ne réagissent pas de la même manière aux débris des deux plantes, ni selon l'âge des fragments utilisés:

- Sur les Mousses, dès le départ, la prédominance des microorganismes isolés de la Bryophyte est manifeste. Seuls Alternaria tenuis et Cladosporium herbarum provoquent des pertes comparables à celles des champignons bryophiles. Le mycélium stérile 70 B constitue cependant un cas particulier. Son activité est toujours aussi efficace que celle des micromycètes de la Mousse. Acremonium atra et Aureobasidium pullulans n'ont plus d'action.

Les champignons de la Bryophyte utilisent les feuilles vertes de B. pinnatum aussi bien que les micromycètes trouvés uniquement sur la Graminée. Cependant le cas du Brachypode vert, brusquement tué, ne se retrouve qu'exceptionnellement dans la nature. La plante vivante possède toujours des moyens de défense vis à vis des saprophytes. Mais sur les fragments bruns du Brachypode, tous les champignons de la Bryophyte, sauf Stachybotrys chartarum, voient leur activité devenir inférieure à celle d'Aureobasidium pullulans pourtant peu efficace. On peut donc émettre l'hypothèse

de l'apparition d'une substance toxique pour certains microorganismes. Cette substance non encore présente dans la Graminée vivante rapidement ~~est~~ envahie par les microorganismes. Mais ce n'est là, et nous le répétons, qu'une simple hypothèse.

- Les champignons utilisent différemment les substances de B.pinnatum selon l'âge des débris végétaux. Avec Alternaria tenuis, Acremonia atra et Aureobasidium pullulans les substances solubles dans l'alcool-benzène sont utilisées en quantités supérieures à celles extraites par l'eau à 100°C. Mais dans le cas du Brachypode brun c'est l'inverse qui se produit.

Avec Ps.purum les différences de pertes sont trop peu importantes pour que les comparaisons soient valables.

On peut se demander si la faible décomposition des fragments ne peut être attribuée à des composés phénoliques liés à la cellulose et protégeant celle-ci. Plank (1946) signale que la cellulose de Sphaigne devient dure et prend une couleur brune en séchant, indiquant la présence d'une substance étrangère. Cette observation a également été faite dans le cas de Ps.purum.

Déjà en 1899, Czapek avait mis en évidence un constituant secondaire de la paroi des Sphaignes, qu'il appela "Sphagnol". Celui-ci masquait totalement la cellulose et il était impossible de mettre en évidence cette dernière par ses réactifs caractéristiques. Ce n'est qu'après un traitement à la soude à 1% que la réaction au chloro-iodure de zinc a lieu.

Les travaux de Büfning (1927) ont permis la localisation de ce produit chez Sphagnum papillosum : la paroi primaire est constituée

essentiellement de pectine, de "Sphagnol" et de très peu de cellulose, les parois secondaires sont cellulosiques, mais les lamelles séparant ces parois sont très riches en "Sphagnol". Kox (1954) estime que seule l'élimination de ce corps rendra possible l'attaque de la cellulose des Sphaignes. A la suite d'analyses, Rothe (1963), Rudolph et Engmann (1966) ont démontré que ce composé est en réalité un mélange de différentes substances. Ces dernières peuvent intervenir, soit en inhibant certains microorganismes cellulolytiques, soit en inactivant les cellulases produites par ceux-ci.

Le "Sphagnol" entre donc en cause dès que l'on parle de résistance de la cellulose des Mousses, et ceci quel que soit l'âge de la plante, alors que la protection de la cellulose de la Graminée n'est à envisager que lorsque les pigments bruns sont apparus dans la feuille.

Les techniques classiques d'analyse de la lignine ont mis en évidence un résidu de 20 à 25% en moyenne chez les Mousses. Or les réactions microchimiques typiques de la lignine ne sont pas positives chez les Bryophytes, sauf dans de très rares cas (Sporophyte de Polytrichum: Farmer et Morrison 1964, gamétophyte de Mousses géantes de Nlle Zélande: Siegel 1969). En règle générale les trois composés aromatiques: vanilline, aldéhyde syringique et aldéhyde p-hydroxybenzoïque ne sont jamais présents simultanément. Il en manque généralement un ou deux (Lindberg et Theander 1952, Farmer 1953, Manskaja et Bardinskaja 1954, Morrison 1963, Farmer et Morrison 1964), ce qui explique que certains tests, comme celui de la phloroglucine sont insuffisants pour affirmer qu'il existe

de la lignine dans les Mousses. Les composés phénoliques présents dans les parois cellulaires sont au contraire parfois considérés comme des précurseurs de la lignine.

XI. RESISTANCE DES MOUSSES A LA DECOMPOSITION MICROBIENNE. I. INTRODUCTION.
DE LA CELLULOLYSE.

Les expériences précédentes ont mis en évidence la grande résistance à la décomposition de la cellulose de Ps. purum. Cette propriété peut être due soit au fait que la cellulose des Mousses posséderait une composition chimique particulière soit à la présence au niveau des membranes cellulaires de substances protectrices.

Il semble que la seconde hypothèse soit la bonne, puisque Winterstein (1895) et Müller (1905) (in Hegnauer 1962) ont par hydrolyse de la cellulose de différentes Bryophytes surtout obtenu du glucose. Il en est de même pour Theander (1954) qui analysa la fraction holocellulosique des Sphaignes. Cela semble prouver que la cellulose des Bryophytes ne diffère pas de celle des végétaux supérieurs, bien que l'on puisse supposer que le polysaccharide soit un glucane possédant des liaisons résistantes aux cellulases.

Aussi avons nous donc surtout cherché à démontrer la présence de substances protectrices, qui, si elles existent, peuvent agir de deux manières, soit en freinant la croissance des microorganismes, soit en inhibant les enzymes. Il est également possible que les deux modes d'action se combinent.

Pour analyser ces différentes hypothèses, nous avons choisi un microorganisme capable de produire une cellulase diffusible.

A. MATERIEL ET METHODES.

1) Choix du microorganisme.

Selon le schéma proposé par Reese (1956) la transformation de la cellulose insoluble en sucres solubles est due à l'action des cellulases et des β 1-4 glucosidases. Les cellulases comprennent deux facteurs, l'un de solubilisation dit C1, l'autre de dépolymérisation et de formation d'oligosides, dit Cx (Charpentier 1968). Pour qu'un filtrat de culture de micromycète puisse agir sur la cellulose de Mousse, il faut donc qu'il possède une activité C1. Reese (1956) signale que les filtrats de culture de Trichoderma viride ont non seulement une activité Cx, mais qu'ils sont également capables de dégrader la cellulose insoluble. Ces propriétés nous ont incité à utiliser l'une de nos souches: Trichoderma viride Pers ex SF Gray isolée de la Mousse, dans le but de résoudre le problème de la résistance de la cellulose des Bryophytes.

2) Extraction de la substance active.

Afin de clarifier l'exposé qui va suivre, nous appellerons "Sphagnol" les substances extraites par la soude N. La présence de ces produits dans les membranes cellulaires provoque l'apparition d'une coloration rouge lorsque l'on fait agir sur la Mousse le réactif de Millon.

2g de Bryophytes, épuisés au préalable à l'alcool-benzène 1/1 et à l'eau à 100°C, sont hydrolysés à l'aide de 25ml de soude N à 80°C sous azote. L'extrait en résultant est neutralisé, puis amené à 50ml avec de l'eau distillée. C'est cet extrait que nous utilisons comme

"Sphagnol". D'autre part pour éliminer celui-ci complètement, il a fallu traiter les fragments de Mousse deux fois de suite, à la soude N à 120°C, durant une heure.

3) Obtention du filtrat de culture.

Le milieu de culture utilisé dérive de celui proposé par Mandels et Reese (1957): $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$: 1,4g; urée: 0,3g; KH_2PO_4 : 2,0g; $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$: 0,3g; CaCl_2 : 0,3g et 2,5g de glucose par litre d'eau. Nous préparons une série de fioles de 250ml, chacune contenant 50ml de milieu de culture et 0,25g de fibres de cellulose pure (cellulose MN 2101: Macherey, Nagel et CO, Düren).

L'ensemencement est réalisé à l'aide de 1ml d'une suspension de spores de T. viride, de densité optique connue et constante. Les fioles sont ensuite placées dans un bain-marie à 25°C et agitées. Le développement du champignon est important dès le 4^e jour. Après 30 jours, le filtrat est recueilli, puis stérilisé sur filtre millipore (diamètre des pores : 0,45 μ).

4) Test d'activité du filtrat de culture.

a) Vérification de l'activité.

Des fractions de 50ml de filtrat sont mises au contact chacune, de 0,25g de cellulose MN2101. Après 30 jours d'agitation à 25°C, la cellulose restante est recueillie sur filtre en verre fritté n°1, séchée à 105°C et pesée. Les pertes de poids sont considérées comme résultant de l'action du filtrat de culture.

En fin d'expérience, une fraction du liquide est prélevée de chaque fiole et ensemencée sur milieu de culture en boîtes de

Pétri pour contrôler sa stérilité. Les pertes de poids de cellulose en % figurent dans le tableau 50. La moyenne des pertes est de 50,2%. D'autre part des filtrats bouillis n'ont plus qu'une activité négligeable. Ces résultats nous ont semblé suffisamment probants pour nous permettre d'utiliser ces filtrats en vue des expériences projetées.

(in Nerkrans 1967.

D'autres auteurs (Mandels et Reese 1964) en faisant agir durant 45 jours du filtrat de culture de T.viride sur de la cellulose ont également mis en évidence une activité C_1 importante, puisque les pertes de poids étaient de l'ordre de 60%.

b) Action du filtrat en présence de "Sphagnol" et de Mousses.

Une expérience semblable à celle du paragraphe 4a est menée en ajoutant 1ml de l'extrait sodique à 80°C dans chacune des fioles d'une autre série, ceci afin de vérifier l'action éventuelle du "Sphagnol" sur le filtrat.

Enfin des expériences identiques sont faites en utilisant des Mousses broyées, soumises ou non, ensuite, à l'action de la soude N à 80°C et à 120°C. Ces Mousses ont été épuisées au préalable à l'alcool-benzène 1/1 et à l'eau à 100°C.

5) Influence de l'extraction à la soude.

L'influence du traitement à la soude a été contrôlée en faisant agir un filtrat de culture sur des fibres de cellulose mises au contact de NaOH à 120°C durant une heure et sur des fibres non traitées.

Comme le montrent les résultats du tableau 47, le traitement par la soude ne provoque pas de modifications du comportement de la cellulose vis à vis du filtrat.

Tableau 47: Pertes de poids en % après un mois d'agitation à 25°C.

Fioles	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Témoins	40,3	38,5	42,9	42,1	41,3	43,4	38,7	35,3	41,0	42,2
NaOH N	40,3	37,4	36,4	42,8	33,4	40,7	40,5	42,9	38,1	36,0

Moyenne témoins: $40,5 \pm 2,5$

Moyenne NaOH N : $38,8 \pm 3,0$

$F = 2,07$ $F^{0,05} = 4,41$: différence non significative.

6) Mise en évidence du facteur C_1 dans le filtrat.

Pour prouver la présence du facteur C_1 dans le filtrat, nous avons mis au contact d'une solution de Cx (40 unités/ml) provenant d'une souche de T.viride (SBR, Schwaz Bioresearch INC, Orangeburg, New-York) de la cellulose pure et des Mousses traitées par la soude N à 120°C. Les résultats sont les suivants:

Tableau 48: Pertes de poids en% après un mois d'agitation à 25°C.

Fioles	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Témoins	3,50	3,38	3,80	2,98	3,77	3,41	3,12	3,49	3,48
Mousses	1,17	1,20	1,31	1,09	1,41	1,03	0,98	-	-

Moyenne témoins : $3,43 \pm 0,20$

Moyenne Mousses: $1,17 \pm 0,44$

Avec les témoins (0,25g de cellulose pure) les pertes ne sont que de 3,43% en moyenne alors qu'elles sont toujours supérieures à 40% au contact du filtrat. Les Mousses ne perdent que 1,17% de substance.

Le filtrat de culture possède donc une activité différente de celle de la solution de Cx et qui se rapproche de celle du facteur C₁. La cellulase de commerce, uniquement Cx s'avère incapable de décomposer les fibres ou la Bryophyte.

B. RESULTATS.

1) Importance de l'extrait sodique.

Deux séries de fioles ont été réalisées. Dans la première, chaque récipient contient 0,25g de Mousse stérilisée à froid (procédé Stérivit), additionné de 50ml de milieux de culture synthétique et ensemencé avec des spores de T.viride. Dans la deuxième les Mousses ont été traitées à la soude N à 120°C, afin d'en extraire la totalité du "Sphagnol" (réaction de Millon négative). Après un mois de culture agitée à 25°C, les petits fragments sont soigneusement séparés du mycélium (sous la loupe binoculaire) puis séchés et pesés. Les résultats figurent dans le tableau suivant:

Tableau 49: Action de T.viride sur les Mousses. Pertes de poids en %.

Fioles	1	2	3	4	5	6
Non extraites	12,37	10,00	8,84	11,02	10,40	9,83
Extraites	39,92	44,65	41,27	43,07	42,00	43,82

Moyenne non extraites: $10,41 \pm 1,30$

Moyenne extraites : $42,45 \pm 1,89$

Dans le premier lot (Mousses non traitées) les pertes sont faibles, 10,41%. Dans le deuxième lot, elles sont importantes et dépassent 42%. Ainsi il semble bien que la résistance de la cellulose des Mousses à l'attaque par les enzymes ne soit pas liée à sa composition chimique, mais bien à la présence d'un inhibiteur extrait par la soude.

Nous allons maintenant essayer de préciser le mode d'action de cet inhibiteur.

2) Action du "Sphagnol" sur la croissance de *T.viride*.

Nous avons pu constater qu'en culture pure, de nombreux champignons entre autres *T.viride*, développaient un feutrage fourni de mycélium à la surface des fragments de *Ps.purum* sans pour autant provoquer des pertes de poids importantes. Un fait analogue a déjà été signalé par Kox (1954) lors d'une étude sur un *Sphagnum*.

Dans le cas de l'expérience présente, la présence de "Sphagnol" n'inhibe pas ou très peu la croissance du champignon aux trois concentrations utilisées (Graph. 16).

3) Action du "Sphagnol" sur le filtrat de culture.

Dans les fioles auxquelles on a ajouté 1ml d'extrait de Mousse (NaOH à 80°C sous azote) nous constatons, après 30 jours, une baisse importante des pertes de poids. Les différences, hautement significatives du point de vue statistique, indiquent une inactivation sensible du filtrat de culture sous l'action de l'extrait sodique (Tableau 50)

Tableau 50: Pertes de poids en %

A: action du filtrat seul sur les fibres de cellulose

B: action du filtrat de culture + "Sphagnol"

P.I.: poids sec initial de fibres de cellulose pure.

	Fioles	1	2	3	4	5	6	7	8	9
A	P.I.	0,271	0,264	0,280	0,275	0,281	0,271	0,278	0,298	0,254
	Pertes	47,8	52,8	49,1	51,2	53,2	52,0	50,5	52,6	49,2
B	P.I.	0,272	0,281	0,272	0,274	0,244	0,277	0,280	0,290	0,250
	Pertes	11,3	11,0	10,5	10,2	8,9	10,4	10,8	9,7	10,3

Moyenne A: $50,2 \pm 2,0$ Moyenne B: $10,4 \pm 0,2$

Les pertes de poids obtenues lors de la vérification de l'activité du filtrat de culture nous servent de témoins.

Le "Sphagnol" agit donc en inhibant l'activité enzymatique.

5) Action du filtrat de culture sur les Mousses.

Les pertes de poids obtenues après un mois d'agitation à 25°C figurent dans le tableau 51:

Tableau 51: Action du filtrat de culture sur les Mousses. Pertes de poids en %.

	Fioles	1	2	3	4	5	6	Moyennes
A	Témoins non extraits	1,83	1,05	1,55	1,54	1,45	1,46	$1,48 \pm 0,2$
A	Extraites à 80°C	2,70	3,50	3,00	1,60	2,90	4,60	$2,98 \pm 1,1$
C	Extraites à 120°C	23,83	24,64	29,34	21,05	22,32	27,41	$24,70 \pm 2,1$

Les différences entre A, B et C sont hautement significatives. Bien que par l'extraction à 80°C nous ayons éliminé une partie du "Sphagnol", les pertes ne sont guère plus élevées que dans le cas du témoin. Par contre le matériel extrait à 120°C, ne présentant plus la réaction de Millon positive, est activement décomposé par le filtrat. La Mousse débarrassée du composé phénolique est sensible à une cellulase fongique ($C_x + C_1$) ce qui démontre la présence de liaisons du type β 1-4. Cela prouve aussi que l'effet protecteur n'est pas attribuable à une fraction soluble dans l'eau ou dans l'alcool-benzène, ni même facilement extractible, mais bien à un produit fortement lié à la cellulose.

C. CONCLUSIONS

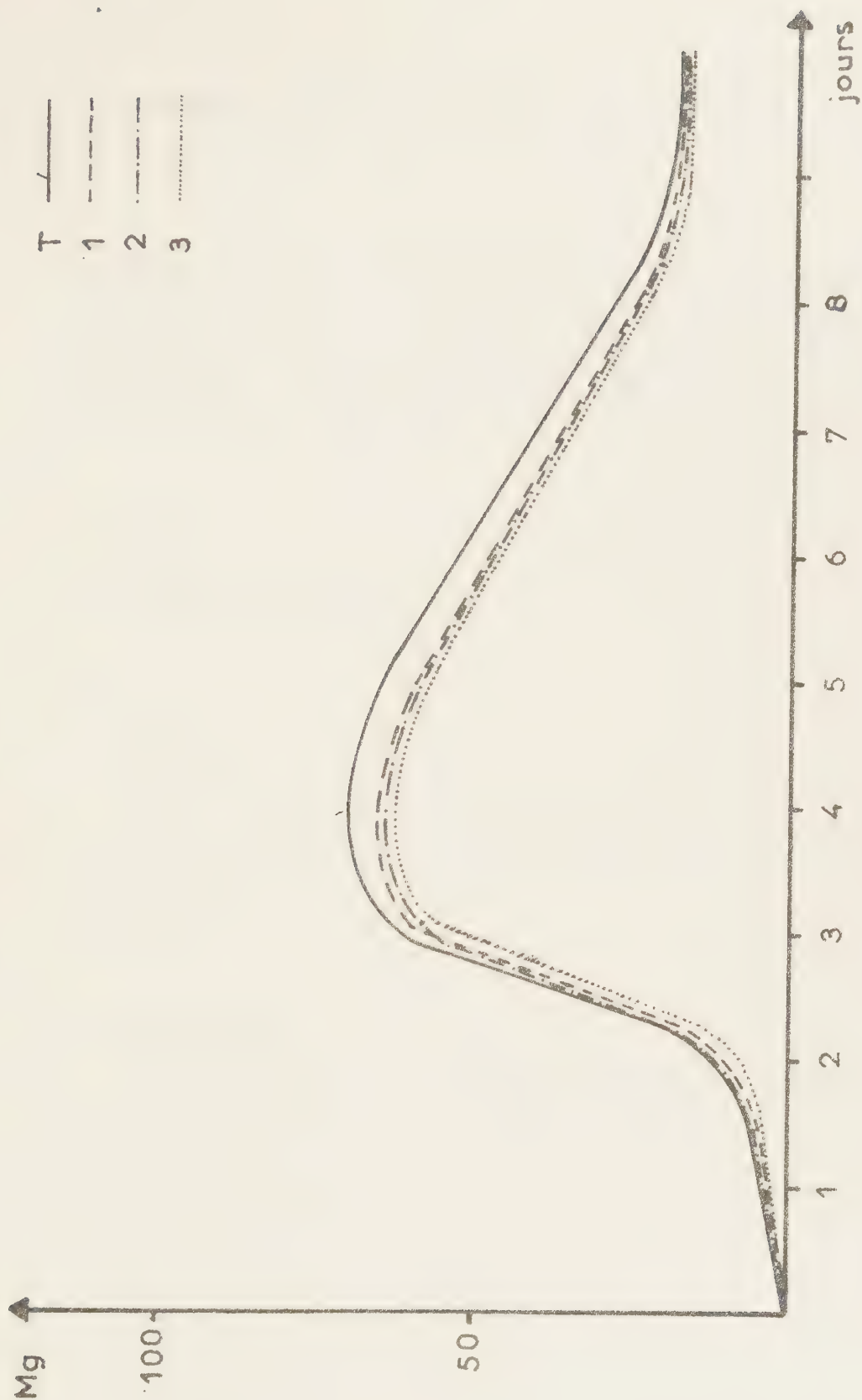
La présence de "Sphagnol" empêchant d'étudier la décomposition de la cellulose de Mousse, nous avons essayé de contourner la difficulté et de vérifier à quel niveau et à quel moment se produit l'inhibition. Etant donné la nature de la cellulose dans nos fragments il nous était indispensable de posséder un filtrat n'ayant pas seulement une activité C_x , mais également une activité C_1 . De cette façon si le polymère aromatique n'agissait que sur la croissance ou l'émission de substances actives, un filtrat à activité C_1 pourrait attaquer la cellulose, à condition que cette dernière ne présente pas une constitution chimique particulière.

D'après nos résultats, l'effet du "Sphagnol" est mise en évidence. Il s'exerce non sur la croissance mais sur le système enzymatique

qui est inhibé (cf Benoit et Starkey 1968a , 1968b).

D'autre part la cellulose de Mousse déparassée du "Sphagnol" est sensible à la cellulase de T.viride. Cependant les pertes très importantes, compte tenu du pourcentage de cellulose dans nos fragments, laisse^s supposer que l'activité du filtrat obtenu n'est pas uniquement cellulasique.

T : témoin - 1 : extrait à 1% de Mousse en poids sec - 2 : extrait à 2% de Mousse - 3 : extrait à 4% de Mousse.



XII. RECHERCHE DES SUBSTANCES INHIBANT LA CELLULOLYSE CHEZ PS.

Le rôle inhibiteur de l'extrait sodique nous a incité à rechercher les substances capables de freiner la cellulolyse chez Pseudoscleropodium purum, d'essayer d'obtenir quelques indications sur la nature chimique du "Sphagnol".

A. MATERIEL ET METHODES.

1) Matériel.

Ce sont les parties vertes de la Bryophyte qui sont utilisées. Ces fragments sont séchés à la température de la pièce, puis broyés au mixer.

2) Extractions.

100g de Mousses ainsi préparées et séchées à l'atmosphère du laboratoire subissent les extractions suivantes:

- Alcool-benzène 1/1 jusqu'à ce que le liquide d'extraction devienne incolore: (1).
- Eau à 100°C durant une heure : (2).
- Soude N à 80°C sous azote durant une heure. Le liquide obtenu est amené à pH 1 et le précipité (P) brun formé, séparé du surnageant (3).

Ces trois extraits (1), (2) et (3) sont observés au spectrophotomètre afin de rechercher des substances phénoliques. Seuls (1) et

(3) présentent une absorption autour de 280nm, laissant supposer l'existence de composés aromatiques.

3) Purification du précipité (P) (selon Metone et al 1970).

Le précipité (P) obtenu est lavé plusieurs fois à l'eau distillée puis desséché sous vide en présence de P_2O_5 . 200mg de cette substance (sur 407mg en tout) seront utilisés pour vérifier son action sur la cellulolyse. 200 autres mg sont extraits en continu avec de l'éthanol, puis hydrolysés à froid avec HCl 6N. Le résidu insoluble est ensuite lavé avec de l'eau distillée, du méthanol et enfin de l'acétone et constitue alors le précipité (P').

4) Analyses.

Les liqueurs (2) et (3) sont extraites en continu avec de l'éther éthylique à pH 1, puis avec de l'acétate d'éthyle à pH 7. Nous obtenons ainsi 4 fractions:

A (2): extrait étheré provenant de la liqueur (2)

A (3): " " " " " (3)

B (2): " à l'acétate d'éthyle provenant de la liqueur (2)

B (3): " " " " " " " (3)

A (2) et B (2) sont concentrés en vue de leur analyse chromatographique. A(3) et B(3) sont ramenés à 30ml. 15ml serviront à vérifier leur action sur la cellulolyse, les autres 15ml seront réduits à 1ml par évaporation puis déposés comme A(2) et B(2) sur une feuille de papier Whatman n°1.

La dégradation chimique du précipité (P') a été réalisée selon la technique de Piatelli et al (1965) (traitement par le sodium dans la pyridine). Le produit réactionnel, après élimination du

sodium en excès, est extrait en continu avec de l'éther éthylique pendant trois heures. La solution étherée est concentrée, puis déposée sur une feuille de papier Wathman n°1.

Seuls les extraits A(3) et B(3) provenant de la liqueur sodique (3), beaucoup plus riche en substances absorbant à 280nm, ainsi que le précipité (P) sont utilisés afin de vérifier leur éventuelle action inhibitrice de la cellulolyse. Le processus expérimental est identique à celui décrit au chapitre XI. Dans chaque fiole d'une première série, nous avons ajouté 1ml d'extrait provenant des 15ml de A(3), dans une deuxième série ~~enfin~~, 1ml de B(3), dans une troisième série enfin, 1ml d'une solution résultant de la dissolution des 200mg du précipité (P) dans 15ml de soude N/10. Le tout est amené à pH 7, puis stérilisé sur filtre millipore.

B. RESULTATS.

1) Activité des extraits A(3), B(3) et du précipité (P).

L'action de ces différentes fractions sur les 50ml de filtrat de culture est figurée dans le tableau 52.

Tableau 52: Pertes de poids en %. Action des extraits A(3), B(3) et du précipité (P) sur le filtrat de culture de T.viride.

Fioles	1	2	3	4	5	Moyennes
Témoins	45,0	47,7	48,2	44,3	43,0	45,6 $\pm$ 2,1
Extrait A(3)	34,7	33,7	33,7	33,6	29,7	34,4 $\pm$ 3,1
Extrait B(3)	42,9	46,4	48,3	49,9	43,9	46,2 $\pm$ 2,9
Précipité (P)	45,6	43,7	47,7	42,2	46,1	45,7 $\pm$ 1,4

Les différences ne sont pas significatives entre les témoins et les extraits B(3) d'une part et les témoins et le précipité (P) d'autre part. L'action inhibitrice de la cellulolyse n'est apparemment conservée que dans la fraction étherée A (3) ($F = 15,06$ $F^{0,01} = 11,26$: différence hautement significative).

2) Analyse chromatographique des extraits A(2) et A(3).

L'extrait A(2) permet la mise en évidence de deux composés: l'acide p-hydroxybenzoïque et une substance non identifiée. A(3), en plus des deux précédents, en contient un troisième: l'acide p-coumarique.

Tableau 53: Résultats de l'analyse chromatographique de A(3).

Substances	Rf1	Rf2	Rf3	UV	P.nitr.	P.nitr. Na ₂ CO ₃
1	0,52	0,90	0,56	-	jaune	rose
2	0,61	0,87	0,72	bleu	orange	bleu
3	0,72	0,93	0,05	bleu	rouge pâle	rouge
Ac. p-coumar.	0,60	0,86	0,71	bleu	orange	bleu
AC. p-hydroxyb.	0,52	0,90	0,55	-	jaune	rose

Rf1: isopropanol- NH₃- H₂O : 80 - 5 - 15

Rf2: butanol - acide acétique - H₂O : 4 - 1 - 5

Rf3: acide acétique à 2%

P. nitr. : p-nitraniline diazotée.

D'après ces résultats les substances 1 et 2 s'identifient respectivement à l'acide p-hydroxybenzoïque et à l'acide p-coumarique. Un troisième corps n'a pas été identifié.

Ces résultats se rapprochent de ceux de Morrison (1963) qui en traitant une Sphaigne avec NaOH 2N à 170°C obtint de l'acide p-coumarique, de l'acide p-hydroxybenzoïque ~~mais en plus~~ deux autres composés: l'aldéhyde p-hydroxybenzoïque et la p-hydroxy-acétophénone.

3) Analyse chromatographique du produit de dégradation du précipité (P') (Fig.9)

Deux substances ont les mêmes Rf que ceux des deux témoins utilisés: l'acide p-coumarique et l'acide p-hydroxybenzoïque (solvants: isopropanol, NH_3 , H_2O : 80 - 5 - 15 et acide acétique à 2%.) Les fluorescences en UV, UV+ NH_3 de même que les colorations à la p-nitraniline et Na_2CO_3 sont identiques.

La dégradation du précipité (P') par le sodium dans la pyridine libère les mêmes acides phénols que ceux déjà trouvés dans le filtrat de l'extrait sodique. Et à nouveau nous mettons en évidence le troisième composé présentant les mêmes caractéristiques que la substance non identifiée précédemment dans la fraction active. Nous sommes en droit de penser que le précipité (P') dérive d'un produit de condensation oxydative de précurseurs aromatiques présents à l'état libre dans les parties vertes les plus jeunes. Son inactivité est normale, compte tenu de ce que les polymères bruns sont souvent inactivés par rapport aux monomères.

4) Nature du précipité (P').

La substance insoluble présente une réaction de Millon positive, prouvant qu'il s'agit bien là d'un composé comparable au "Sphagno-" décrit par Czapek (coloration rouge en présence du réactif de

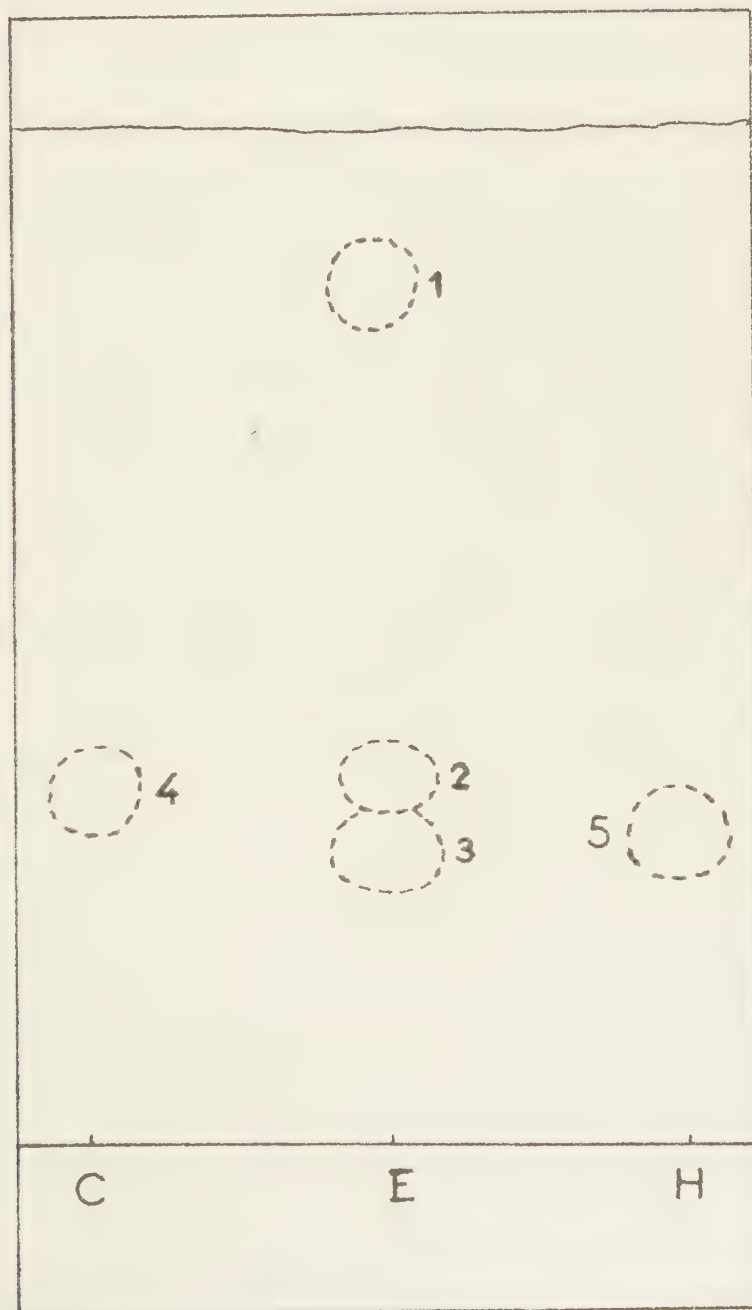
Figure 9: Chromatographie du produit de dégradation du précipité (P).

Solvant: isopropanol, NH_3 , H_2O (80-5-15). Révélation : p-nitraniline + Na_2CO_3 .

1: composé non identifié; 2:acide p-coumarique; 3:acide p-hydroxybenzoïque

4: témoin acide p-coumarique (C); 5:témoin: acide p-hydroxybenzoïque (H).

E: extrait du produit de dégradation.



Millon et extraction à la soude).

Appliquées au filtrat acide résultant de l'hydrolyse du précip. (P') par HCl à 100°C durant une heure, les réactions à l'orcine et à la naphtorésorcinol sont positives, ce qui prouve la présence de matières pectiques dans le résidu. D'autre part, celui-ci ainsi traité contient encore 1,19% d'azote, ce qui montre que le "Sphagnol" est un mélange complexe, bien différent de la lignine.

5) Vérification de l'action de l'acide p-coumarique et p-hydroxybenzoïque sur la cellulolyse.

Dans l'extrait A(3), par comparaison avec les taches de référence sur les chromatogrammes, les concentrations en acide p-hydroxybenzoïque sont estimées à 0,05% ($3,6 \times 10^{-4}$ M) et celles de l'acide p-coumarique à 0,075% ($4,6 \times 10^{-4}$ M). Ce sont ces concentrations qui sont utilisées dans l'expérience de vérification (durée 15 jours, poids en fibres de cellulose pure : 100mg, processus expérimental identique à celui du chapitre XI).

Tableau 54: Action des acides p-coumarique et p-hydroxybenzoïque sur la cellulolyse. Pertes de poids en %.

Fioles	1	2	3	4	5	6	7
Témoins	55,7	56,2	61,3	59,1	58,7	-	-
Ac. p-hydroxyb.	57,7	55,4	53,9	55,6	56,5	56,2	55,6
Ac. p-coum.	54,1	53,1	52,4	51,8	52,5	-	-

Moyenne Témoins: $58,8 \pm 1,4$

Moyenne Ac. p-hydroxybenzoïque: $55,8 \pm 1,1$

Moyenne Ac. p-coumarique : $52,7 \pm 1,7$

Témoins - Acide p-hydroxybenzoïque: $F = 11,89$ $F^{0,01} = 10,04$

différence hautement significative.

Témoins - Acide p-coumarique: $F = 45,07$ $F^{0,01} = 11,26$

différence hautement significative.

Les différences de pertes de poids entre les témoins et les fioles contenant les acides phénols sont hautement significatives et démontrent que les acides p-coumarique et p-hydroxybenzoïque interviennent pour freiner la cellulolyse (Tableau 64). L'acide p-coumarique semble cependant plus actif que l'autre acide utilisé.

C. CONCLUSIONS.

Sur les trois substances obtenues par extraction à l'éther du filtrat sodique (3) et par dégradation du précipité insoluble (P^*), deux ont été identifiées et leur action inhibitrice démontrée. Il s'agit des acides p-hydroxybenzoïque et p-coumarique. Mais l'effet inhibiteur est faible et ne peut rendre compte de l'extraordinaire résistance de la cellulose de Ps. purum. L'extraction sodique libère à nouveau une certaine quantité des trois substances que nous avons déjà rencontrées dans les extraits aqueux. Elle solubilise en plus des composés pectiques et un heteropolymère aromatique. La protection des parois cellulaires pourrait ainsi s'expliquer

1) par la présence d'inhibiteurs solubles ou plus ou moins

facilement libérables, parmi lesquels les acides p-coumarique et p-hydroxybenzoïque.

2) par la présence du polymère les incrustant et constituant en

quelque sorte un obstacle mécanique empêchant l'accès des enzymes et des microorganismes jusqu'à la cellulose.

Le rôle de ce polymère serait alors comparable à celui de la lignine bien que des différences de composition existent entre celui-ci et la lignine. Nous serions plutôt enclin à le rapprocher des produits bruns incrustant les débris des végétaux morts, comme par exemple ceux du Brachypode.

De par l'absence d'acide protochatéchique, d'acide salicylique et de catéchol, ce polymère est aussi à éloigner des catéchols et encore bien plus des mélanines animales.

Ces résultats nous ramènent au problème très général et d'une très grande importance écologique des celluloses protégées par des tannins-protéines, des phytomélanines, des substances parahumiques, toutes très résistantes.

XIII. CONCLUSIONS GENERALES.

L'état d'abandon, volontaire, de la forêt de Pins d'Uruffe, la présence d'une strate muscinale exceptionnellement riche nous ont permis d'étudier dans les meilleures conditions la production primaire et la décomposition de Pseudoscleropodium purum. En outre ces expériences ont été favorisées par le fait que les herbivores dédaignent les Bryophytes.

La production primaire est liée aux précipitations. Elle est relativement faible: 39,3 et 37,7g/m² durant les deux années d'étude, mais elle est compensée par une décomposition très lente, s'étalant sur plus de cinq années. Contrairement aux plantes supérieures, la disparition de la matière organique s'accélère sur la fin de la décomposition. Cette résistance entraîne la formation d'une strate épaisse de Mousses, susceptible de priver d'eau les racines sous-jacentes des plantes supérieures, en particulier durant les périodes à précipitations faibles et espacées.

Les microarthropodes, favorisés par l'atmosphère humide régnant au niveau des Bryophytes sont très abondants sur les débris du Pin et du Brachypode qui s'y trouvent incorporés et mêlés, mais ne se rencontrent que rarement sur la Mousse elle-même. On pourrait supposer que l'absence de fructifications, de spores et la rareté des hyphes sur les parties vertes et brunissantes expliquent cette faible fréquence d'apparition, de même que le manque de champignons à l'intérieur de la Mousse. Mais par la suite, malgré la prolifération des basidiomycètes en surface, ces petits animaux ne sont pas vus plus souvent. La mésofaune, du fait de sa rareté, ne contribue que

fort peu à la dilacération des fragments de Ps. purum. Chez ce dernier, la surface des feuilles reste apparemment intacte dans toutes les strates, contrairement aux limbes de la Graminée qui après un an seulement présentent de nombreuses déchirures (Kilbertus 1970, Kilbertus et al 1970).

La mycoflore de la Bryophyte est qualitativement pauvre, comparée à celle de la Graminée et du Pin. Un fait cependant est à noter, c'est l'exubérance des mycéliums de basidiomycètes sur les parties les plus décomposées, sans que nous ayons pu mettre en évidence de relations trophiques entre ces champignons supérieurs et la Mousse.

La succession d'espèces fongiques sur les fragments de Ps. purum est difficile à établir, étant donné leur rareté sur ce végétal. Les parasites (du type Puccinia par exemple) provoquant des lésions à la surface de la plante chez les végétaux supérieurs et favorisant l'établissement des saprophytes, sont absents ici. Mais trois espèces caractéristiques des tous premiers stades de la décomposition de nombreux végétaux (Hudson 1968) sont présentes: Cladosporium herbarum, Alternaria tenuis et Epicoccum nigrum. Le premier de ces microorganismes disparaît rapidement. Sa croissance lente, l'action défavorable des extraits aqueux de Mousse et ses faibles possibilités de compétition expliquent cette présence fugace. Alternaria tenuis et Epicoccum nigrum persistent plus longtemps, probablement grâce à leur vitesse de croissance élevée.

Ce premier groupe est suivi d'espèces fréquemment rencontrées à la fin de la décomposition de nombreux débris végétaux, en association avec des lignivores: Trichoderma viride, Mortierella ramanniana, Mucor hiemalis et divers Penicillium, le plus abondant étant P. spinulosum. A ce groupe se rattache Chrysosporium parvum. En 1952, Mangenot étudiant la succession de champignons sur bois,

conclut que le stade à Mortierella ramanniana correspondait au début de la décomposition du bois lui même. Saitô (1956) constata que Mortierella ramanniana et Trichoderma viride devaient être abondants sur les débris les plus âgés de Fagus crenata. Witkamp (1960) suivant la décomposition de diverses litières de feuillus fit des observations analogues au sujet de ces deux espèces. Mucor hiemalis est considéré par Kendrick et Burges (1962) comme une espèce vivant en association avec des lignivores et des cellulolytiques, juste avant l'incorporation des aiguilles de conifères au sol. Pugh (1958) lors de l'étude de la succession de champignons sur Carex paniculata estima que Penicillium spinulosum et Mortierella ramanniana apparaissaient tardivement. Selon ces auteurs et les conclusions d'Hudson (1968) cette association de microorganismes (Trichoderma viride, Mucor hiemalis, Mortierella ramanniana et divers Penicillium) semble être liée à l'attaque de substrats difficilement décomposables, tels que la lignine par exemple.

A ce groupe font suite des cellulolytiques : Chaetomium globosum, qui disparaît rapidement, Stachybotrys chartarum que l'on retrouve encore sur les fragments bruns et enfin Chaetomium indicum que l'on trouve sur les parties "brun" et "sol". Il est remarquable de constater qu'en culture pure ces trois champignons (Ch. indicum, St. chartarum et Ch. globosum) utilisent respectivement en 45 jours 0,7%, 0,7% et 0,4% de la cellulose des fragments verts et que Ch. indicum provoque encore la disparition de 0,5% de la cellulose des parties "sol", après un temps d'expérience identique.

Dans le cas de Ps. purum tout se passe comme si le stade 3 proposé par Garret (1963) (Lignin decomposers and associated fungi) précédait le stade 2 (Cellulose decomposers and associated secondary saprophytes). Ces résultats sont parfaitement en accord avec nos

observations. La cellulose de la Bryophyte étant protégée par une tance incrustante et toxique, les cellulolytiques laissent la place aux microorganismes qui sont peut être susceptibles de dégrader le composé jouant le rôle de la lignine et ils n'interviennent qu'après cette action. Cette hypothèse pourrait expliquer l'accélération de la décomposition lorsque l'on passe à la strate "sol".

Au cours de ce travail nous avons également tenté de résoudre le problème de la spécificité de la mycoflore en nous adressant à deux végétaux taxinomiquement très différents et en tenant compte de l'interaction des microorganismes, de l'influence des extraits aqueux ainsi que de la composition chimique des deux plantes utilisées.

Le pouvoir compétitif (au sens de Garret 1956) des espèces bryophiles est nettement supérieur à celui des champignons rencontrés sur le Brachypode.

Les extraits aqueux de Ps. purum ont un effet généralement bénéfique sur les micromycètes propres à ce végétal et dépressif ou nul à l'égard des autres microorganismes. Ils provoquent en particulier une diminution importante des bactéries d'un sol n'ayant jamais supporté de Bryophytes. Ceux de B. pinnatum stimulent la production de mycélium des espèces isolées uniquement à partir des débris de cette plante, alors que celle des autres champignons n'est pas affectée ou réduite.

Cependant l'influence des extraits, pas plus que les interactions des microorganismes ne peuvent expliquer de façon satisfaisante les différences frappantes des mycoflores. Le facteur le plus important semble être la composition chimique des parois cellulaires de ces deux plantes, en tenant compte des modifications qu'elles subissent au cours de la décomposition.

Les feuilles vertes de B. pinnatum séparées brusquement de plante, sont susceptibles d'être décomposées par tous les champignons en culture pure, même par les espèces propres à la Mousse. Mais l'apparition de la pigmentation brune des feuilles défavorise nettement les champignons bryophiles au profit des espèces vivant sur la Graminée. Le début de la coloration brune coïncide avec la mort de la plante, et par conséquent la disparition des mécanismes d'autodéfense. L'effet généralement favorable des extraits aqueux aidant, les espèces de la Graminée peuvent s'implanter, se développer et éliminer les champignons de la Mousse, incapables d'utiliser rapidement les divers constituants de cette plante, la cellulose en particulier (cas de Stachybotrys chartarum et de Chaetomium indicum).

La Bryophyte, du fait de la protection constante de la cellulose, sauf dans les tous derniers stades de la décomposition, constitue un substrat pauvre. D'autre part, l'impossibilité de compenser les pertes hydriques par une montée verticille d'eau provoque souvent un dessèchement des parties supérieures de la plante, rendant ainsi précaires les conditions de vie des microorganismes. Seules les espèces à croissance rapide et à forte sporulation subsistent. Tous ces champignons sont capables de se développer rapidement dès que les conditions deviennent favorables et aucun d'entre eux n'a d'exigences nutritionnelles particulières (les cellulolytiques apparaissent surtout en fin de décomposition et leur nombre est nettement inférieur à celui des Penicillium, Trichoderma et autres). De plus l'action favorable des extraits aqueux, la possibilité d'utiliser rapidement les composés de la Mousse autres que la cellulose et la "lignine" leur permet de concurrencer victorieusement les espèces de la Graminée. Il est à noter qu'en fin de décomposition, l'espèce

cellulolytique la plus importante (Chaetomium indicum) est stimulée par les extraits aqueux de la Bryophyte.

L'absence de micromycètes à l'intérieur de la Mousse a été prouvée par l'observation de coupes fines au microscope électronique à transmission ainsi que par leur disparition après une stérilisation de surface. Elle est essentiellement due à la présence d'une substance incrustante, un polymère aromatique empêchant la pénétration des hyphes et l'action des enzymes.

Les unités élémentaires de ce polymère (acide p-coumarique, acide p-hydroxybenzoïque et un composé non identifié) inhibent fortement la cellulolyse, mais de façon très nette la cellulolyse. Cependant cette action ne peut rendre compte de la résistance extraordinaire des Bryophytes. Il est probable que ces substances aromatiques jouent un rôle analogue à celui de la lignine et empêchent mécaniquement les microorganismes et les enzymes d'atteindre la cellulose de Pseudotsuga repodium purum.

D'autres expériences sont encore nécessaires pour couronner ce travail. Cependant nos résultats nous ont permis de préciser la succession et le rôle des micromycètes lors de la décomposition de Ps. purum, d'apporter des données nouvelles quant à la spécificité des microflore des litières et de prouver que la résistance des Mousse, était imputable à un polymère aromatique incrustant.

Nous espérons que dans l'avenir, d'autres travaux nous permettront de définir l'importance des Bryophytes dans la nature.

XIV. RESUME.

L'étude écologique de la strate muscinale dans une pinède sur calcaire lusitanien en Lorraine porte essentiellement sur:

- La production primaire et la décomposition de Pseudosclera purum (Hedw.) Fleisch. (Mousse Eubrya)
- La mycoflore intervenant dans la décomposition
- La spécificité de la mycoflore
- L'inhibition de la cellulolyse chez Ps. purum.

1) La production primaire et la décomposition.

Les chiffres de production primaire obtenus à l'aide de la technique des tamis, ont été confrontés avec les principaux paramètres du climat recueillis par un poste météorologique installé sur la station. Cette production est faible, de l'ordre de 40 g/m^2 ^{et précipité} par an. Elle est directement liée aux précipitations.

Pour estimer la durée totale de la décomposition, l'auteur a défini trois strates de Mousses : vert, brun et sol (la plus attaquée et la seule couchée sur le sol, les deux premières étant dressées). Le temps de passage dans chacune de ces strates a été mesuré en comparant la longueur de Mousse produite annuellement à celle des différents fragments de chaque strate. Il est respectivement de 1,4 an (vert), 2,8 ans (brun) et 1 an (sol), soit en tout 5,2 ans. La vitesse de décomposition (pertes de poids/temps) est très lente. Elle s'accélère dans la dernière strate.

2) Mycoflore intervenant dans la décomposition.

L'étude des microorganismes , bien que portant également sur les bactéries, concerne essentiellement les champignons.

Trois micromycètes (Cladosporium herbarum, Alternaria tenuis et Epicoccum nigrum) caractérisant les tous premiers stades de la décomposition de nombreux végétaux, sont présents.

Ils sont rapidement suivis par un groupe de champignons rencontrés en fin de décomposition chez d'autres plantes, en association avec des lignivores. Il s'agit de: Trichoderma viride, Mucor ~~indicus~~, Mortierella ramanniana et divers Penicillium.

Ce n'est que par la suite qu'apparaissent les cellulolytiques: Chaetomium globosum, Stachybotrys chartarum et surtout Chaetomium indicum . La suite logique dans la décomposition (cellulolytiques puis lignivores) n'est pas respectée ici.

L'étude au microscope électronique à transmission confirmant la technique de stérilisation de surface, ne permet pas la mise en évidence de champignons à l'intérieur de la feuille ou de la tige. Elle prouve également qu'il n'existe aucun lien trophique entre la Bryophyte et les deux basidiomycètes rencontrés fréquemment et en grande abondance sur les fragments "brun" et "sol".

3) Spécificité de la mycoflore.

La comparaison des mycoflores de la Mousse et d'une Graminée (Brachypodium pinnatum P.B.) laissait entrevoir une certaine spécificité. L'auteur a essayé de la confirmer en étudiant l'interaction des micromycètes, l'influence des extraits aqueux et la nature chimique des deux plantes.

En général, les champignons bryophiles possèdent un pouvoir compétitif supérieur à celui des espèces rencontrées sur la

Les extraits aqueux ont une action faible, inconstante, et ceux provenant d'une plante donnée, ne sont en général défavorables qu'aux seuls champignons jamais rencontrés sur ce végétal.

Les substrats constitués par la Mousse et la Graminée, c'est à dire les constituants chimiques autres que ceux solubles dans l'eau froide, ont une influence beaucoup plus grande. Dès l'apparition de la pigmentation brune, dans les feuilles de *B. pinnatum* les espèces bryophiles sont incapables d'utiliser rapidement les diverses substances de cette plante, la cellulose en particulier. Il en est de même pour les champignons de la Graminée, cultivés sur les débris de la Mousse. Mais dans ce dernier cas, la cellulose n'est plus dégradée par aucun micromycète, les bryophiles compris.

4) Inhibition de la cellulolyse chez *Ps. purum*.

Les analyses chimiques, au départ et à la fin des expériences, tout comme les observations au microscope électronique à transmission, ont prouvé que la cellulose des Bryophytes n'était pas ou très faiblement attaquée.

L'auteur a pu prouver que l'extrait sodique de Mousse, contenant le "Sphagnol" ne freinait pas la croissance de *Trichoderma viride*, mais inhibait l'activité C_1 de ce microorganisme.

Des analyses chromatographiques ont permis de déceler la présence de deux acides phénols: l'acide p-coumarique et l'acide p-hydroxybenzoïque ainsi qu'un troisième composé non identifié.

Cependant l'action nette, mais faible de ces deux acides ne peut rendre compte de la résistance extraordinaire de la Mousse. Il est probable que le "Sphagnol" joue un rôle analogue à celui de la lignine et empêche mécaniquement les microorganismes et les enzymes d'atteindre la cellulose.

XV. BIBLIOGRAPHIE.

BECK, G.; DOMMERGUES, Y.; VAN DEN DRIESSCHE, R. (1969) - L'effet litière. II. Etude expérimentale du pouvoir inhibiteur des composés hydrosolubles des feuilles et des litières forestières vis à vis de la microflore tellurique. Oecol. Plant., 4, 237 - 266.

BELL, T.A.; ETCHHELLS, J.L.; WILLIAMS, C.F. (1962) - Inhibition of pectinase and cellulase by certain plants. Bot. Gaz., 123, 220-223.

BENOIT, E.R.; STARKEY, R.L. (1968a) - Enzyme inactivation as a factor in the inhibition of decomposition of organic matter by tannins. Soil. Sci., 105, 203 - 208.

BENOIT, E.R.; STARKEY, R.L. (1968b) - Inhibition of decomposition of cellulose and some other carbohydrates by tannins. Soil. Sci., 105, 291 - 296.

BERRY, R.A.; MAIER, C.R. (1968) - Loss by Chaetomium globosum and Chaetomium coechliodes of in vitro antagonism to Fusarium solani F. sp phaseoli. Mycologia, 60, 457- 459.

BIRCH, H.F. (1960) - Nitrification in soil, after different periods of dryness. Plant and Soil, 12, 81 - 96.

BIRCH, H.F. (1964) - Mineralization of plant nitrogen following alternate wet and dry conditions. Plant and Soil, 20, 43 - 49.

BIRKINSHAW, J.H.; RAISTRICK, H. (1931) - Studies in the biochemistry of microorganisms. Part XII. On a new methoxy-hydroxy-toluquinone produced from glucose by species of Penicillium of the P. spinulosum series. Philos. Trans., 220 B, 245 - 254.

- BODIN, K.; NAUWERCK, A. (1968) - Produktionsbiologische Studien über die Moosvegetation eines klaren Gebergssee. Rev. Suisse Hydrol., 30, 318 - 352.
- Le BORGNE, L.; JUNQUA, S.; VIDAL, G.; HARDISSON, C.; ROBERT-GERO, M.; POCHON, J. (1967) - Etude biochimique et biologique d'une tourbière à Sphaignes. Rev. Ecol. Biol. Sol, 4, 553 - 556.
- BORNKAMM, R. (1958) - Standortbedingungen und Wasserhaushalt von Trespen Halbtrockenrasen (Mesobromium) in oberen Leinegebiet. Flora, 146, 23 - 67.
- BOYSEN-JENSEN, P. (1949) - The production of matter in agricultural plants, and its limitation. Kgl. Danske. Vid. Selsk., 21, 1 - 28.
- BRAUN-BLANQUET, J. (1932) - Plant sociology, the studies of plant communities. 439 pp. New-York.
- BRIAN, P.W. (1949) - Alternaric acid, as biologically active metabolic product of the fungus :Alternaria solani. Nature (London), 165, 534.
- BRIAN, P.W.; Mc GOWAN, J.C.; (1945) - Viridin: a highly fungistatic substance produced by Trichoderma viride. Nature (London) 156, 144.
- BRIAN, P.W.; HEMMING, H.G. (1947) - Production of antifungal and antibacterial substances by fungi: preliminary examination of 166 strains of Fungi imperfecti. J.gen.Microbiol., 1, 158-167.
- BÜNNING, E. (1927) - Über die Zellmembranen der Sphagnaceen. Beih.Bot. Zentralbl., 44, 241 - 254.
- CHARPENTIER, M. (1968) - Rapport général. Ann.Inst.Pasteur, 115, 497 - 537.

CHASTUKHIN, V.JA. (1967) - (en russe) Décomposition des Mousses des tourbières par les champignons. Mikol. Fitopatol., 1 , 294 - 303.

COWLING , E.B. (1960) - Methods for chemical analysis of decayed wood. N° 2177. Forest products Laboratory. Madison 5, Wisconsin.

CZAPEK, F. (1899) - Zur Chemie der Zellmembranen bei Laub und Lebermoosen. Flora, 86 , 361 - 381.

DAVY DE VIRVILLE, Ad. (1925) - Action de la température sur les mousses. C.R.Soc.biol., 2 , 589 - 590.

DICKINSON, C.H. (1967) - Fungal colonization of Pisum leaves. Canad.J.Bot. , 45 , 915 - 927.

DIEM , H.G. (1967) - Microflore de la surface des feuilles. I. Observations préliminaires de la population microbienne de l' Orge. Bull. Ecol. Nat. Sup. Agron. Nancy, 9, 102 - 108.

DUCHAUFOUR, P. (1957) - Pédologie. Tableaux descriptifs et analytiques des sols. 87pp, Ecol. Nat. Eaux et Forêts Nancy.

DUCHAUFOUR , P. (1960) - Précis de pédologie. 438pp, Ed. Masson et Cie Paris.

DUVIGNEAUD , P. (1967) - La productivité primaire des écosystèmes terrestres, dans "Problèmes de productivité biologique", 246pp, Ed. Masson et Cie , Paris.

FARMER, V.C. (1953) - The lignin of Sphagnum . Research, Sci. and its Applic. in Industry, 6 , 475 - 485.

FARMER, V.C. ; MORRISON, R.I. (1964) - Lignin in Sphagnum and Phragmites and in peat derived from these plants. Geochim. Cosmochim. Acta, 28, 1537 - 1546.

GARRET, S.D. (1956) - Biology of root-infecting fungi. 293 pp, Cambridge University Press.

GARRET, S.D. (1963) - Soil Fungi and Soil fertility. 165 pp, Oxford Pergamon Press.

GEIGER, W.B. (1949) - Chetomin, an antibiotic substance from Chaetomium cochliodes. III. Composition and functional groups. Arch. Biochem., 21, 125.

GUITTET, J. (1966) - Composition et évolution de la litière de Pins silvestres en peuplements ouverts sur pelouses xérophiles. Oecol. Plant., 2, 43 - 62.

HAGERUP, O. (1935) - Zur Periodizität im Laubwechsel der Moose. Kgl. Danske Vid. Selsk., 2, 9.

HEGNAUER, R. (1962) - Chemotaxonomie der Pflanzen, I. 517pp. Birkhäuser verlag Basel und Stuttgart.

HESSSELMAN, H. (1926) - Studier över barrskogens humusstämpe dess engenskaper och beroende av skogsvården. Medd. F.St. Skogsf., 22, 5.

HUDSON, H.J. (1968) - The ecology of fungi on remains above the soil. New. Phytol., 67, 837 - 874.

HUDSON, H.J.; WEBSTER, J.W. (1958) - Succession of fungi on decaying stems of Agropyron repens. Trans.Br.mycol.Soc., 41, 185 - 195.

JUNG, J. ; HUBBES, M. (1965) - Growth inhibition of Bacillus cereus in vitro by glycoosidal substances extracted from bark of Fraxinus Canad. J.Bot., 43, 469 - 474.

KENDRICK, W.B. (1959) - The time factor in the decomposition of coniferous leaf litter. Canad.J.Bot., 37, 907 - 912.

- KENDRICK, W.B.; BURGESS, A. (1962) - Biological aspect of the decay of Pinus silvestris leaf litter. Nova Hedwigia, 4, 313- 342.
- KERLING, L.C.P. (1964) - Fungi in the phyllosphere of leaves of rye and strawberry. Meded. Landb.Hoogsch.Opzoekingst.Gent., 29, 885 - 900.
- KILBERTUS, G. (1968a) - Vitesse de décomposition de Pseudoscleropodium purum (Hedw.) Fleisch. dans la nature. Rev. Ecol.Biol.Sol. 5, 237-244.
- KILBERTUS, G. (1968b) - Décomposition d'une mousse Pseudoscleropodium purum (Hedw.) Fleisch. dans la nature. Bull. Ecol. Nat. Sup. Agron. Nancy, 2, 20 - 32.
- KILBERTUS, G. (1969) - Succession de champignons sur les feuilles de Brachypodium pinnatum P.B., Rev. Ecol. Biol. Sol, 6, 155 - 160.
- KILBERTUS, G. (1970a) - La production primaire et la décomposition des Mousses (Eubrya) comparées à celles d'autres végétaux. Bull. Soc. Lorr.Sc., 2, 136 - 146.
- KILBERTUS, G. (1970b) Décomposition des végétaux. I. Observation de surface des feuilles de Brachypodium pinnatum P.B. au microscope électronique à balayage. Bull.Ecol.Nat.Sup.Agron.Nancy, (sous presse).
- KILBERTUS, G.; MANGENOT, F.; REISINGER, O. (1970) - Décomposition des végétaux. II. Etudes aux microscopes électroniques de Pseudoscleropodium purum (Hedw.) Fleisch. Bull. Ecol. Nat. Sup. Agron. Nancy, (sous presse).
- KONDO, S.; TAKAHASHI, B. (1947) - Antibiotic substance obtained in crystalline form from Penicillium. J. Penicillin (Japan), 1, 147 - 150.
- KOX, E. (1954) - Der durch Pilze und aerobe Bakterien verursachte Pectin und Cellulose-Abbau im Hochmoor unter besonderer Berücksichtigung des Sphagnum Abbaus. Arch. Mikrobiol., 20, 111-140.

KÜRSCHNER, K.; HOFFER, A. (1931) - dans BRUNEL, A. Traité pratique de chimie végétale, 3, 741pp. Ed. Georges frères, Tourcoing.

LACKNER, L. (1939) - Über die Jahresperiodizität in der Entwicklung der Laubmoose. *Planta*, 29, 534.

LACOSTE, L. (1965) - Biologie naturelle et culturale du genre Leptosphaeria C. et de Not. Déterminisme de la reproduction sexuelle. 234pp. Imp. du Sud, Toulouse.

LINDBERG, B.; THEANDER, O. (1952) - Studies on Sphagnum peat. II. Lignin in Sphagnum. *Acta chem. Scand.*, 6, 311-312.

MANDELS, M.; REESE, E.T. (1957) - Induction of cellulase in Trichoderma viride as influenced by Carbon sources and Metals. *J. Bact.*, 73, 269-276.

MANDELS, M.; HOWLETT, W.; REESE, E.T. (1961) - Natural inhibitions of cellulase. *Canad. J. Microbiol.*, 7, 957-959.

MANGENOT, F. (1952) - Recherches méthodiques sur les champignons de certains bois en décomposition; 106pp. Libr. Gral. Enseignement, Paris.

MANGENOT, F. (1967) - Etude microbiologique des litières (commentaires sur les données expérimentales recueillies à l'E.N.S.A. Nancy depuis 1963) *Bull. Ecol. Nat. Sup. Agron. Nancy*, 8, 113-125.

MANSKAJA, S. (1958) - Zur Phylogenese des Lignins. *Proc. 4th Int. Congr. Biochem.*, 2, 215-226.

MANSKAJA, S.; BARDINSKAJA, M.S. (1954) Die aromatischen Verbindungen der Zellmembrane von Sphagnum Moss. *Biochimija*, 19, 332-335.

MANSKAJA, S.; DROSDOVA, T.V. (1955) - Phenylglycosid aus Sphagnum Moss. *Dokl. Akad. Nauk. SSSR*, 102, 789-792.

MAYER, A.; PLANTEFOL, L. (1924) - Sur les échanges d'eau des mousses avec l'atmosphère. C.R. Acad. Sci., 179, 204 - 206.

METCHIE, M.; MANGENOT, F.; JACQUIN, F. (1970) - A propos des interactions Plante-Sol. II. Formation et structure du pigment noir de Melandryum rubrum. Soil Biol. Biochem., 2, 81 - 98.

MEYER, F.H. (1960) - Vergleich des mikrobiellen Abbau von Fichten und Buchenstreu auf verschiedenen Bodentypen. Arch. Mikrobiol., 35, 340 - 360.

MIKOLA, P. (1954) - Experiments on the rate of decomposition of forest litter. Comm. Inst. forest. Fenn., 43, 1 - 50.

MIKOLA, P.; HINTIKKA, V. (1956) - The development of a microbial population in decomposing forest litter. Comm. Inst. forest. Fenn., 46, 5 - 18.

MÖLLER, C.M. (1945) - Untersuchungen über Laubmenge, Stoffverlust und Stoffproduktion des Waldes. 287pp. S. Kopenhagen.

MORRISON, R.I. (1963) - Products of the alkaline nitrobenzene oxydation of soil organic matter. J. Soil Sci., 14, 201-216.

NORSTRAND, B. (1967) - Cellulose and Cellulolysis. Adv. Appl. Microbiol., 2, 91 - 130.

PAPACOSTEA, P.; MISSURLIU, E. (1964) - The influence of temperature and humidity of the dynamics of bacterial flora in the soil. 8^e inter. Congress of Soil Sci. Bucharest, 3, 637 - 646.

PAVARI, P.H. (1937) - L'influenza dei boschi mediterranei sul clima. L'Alpe, 24, 42 - 57.

PEARSALL, W.B.; CORHAM, E. (1956) - Production. Ecology I. Oikos, 1, 193 - 201.

PIATELLI, M.; FATTURUSSO, E.; NICOLAUS, R.A.; MAGNO, S. (1965) - The structure of melanins and melanogenesis. V. Tetrahedron, 21, 3289 - 3300.

PLANK, N. (1946) - The nature of cellulose in Sphagnum. Amer. J. Bot., 5, 335 - 337.

POSCHENRIEDER, H.; BECK, T. (1958) - Untersuchungen über die Rolle einiger bei der ersten Stadien des Torfbildungsvergangs beteiligten Bakterienarten. Zbl. Bakt., 3, 684 - 695.

PUTTE, D.; GROSSE-BRAUCKMANN, G. (1963) - Mikromorphologische Untersuchungen an Torfen. Z. Kulturtech., 3, 159 - 188.

PUGH, G.J.F. (1958) - Leaf litter fungi found in Carex paniculata. Trans. Br. mycol. Soc., 41, 185 - 195.

RACOVITZA, A. (1959) - Etude systématique et biologique des champignons bryophiles. 288pp. Ed. Museum Hist. Nat. Paris.

RAPER, M.; THOM, C. (1949) - Manual of the Penicillia. 875pp. Williams et Wilkins Co, Baltimore.

RAPP, M.; ROMANE, F. (1968) - Bilan d'eau dans les écosystèmes méditerranéens. Oecol. Plant., 3, 269 - 284.

REESE, E.T. (1956) - A microbiological Process Report. Enzymatic Hydrolysis of Cellulose. Appl. Microbiol., 4, 39 - 45.

REUTER, G. (1957) - Wechselbeziehungen zwischen Bakterien und Pilzen des Hochmoores. Arch. Mikrobiol., 26, 93 - 131.

REYNOLDS, E.S. (1963) - The use of lead citrate at high as an electron opaque stain in electron microscopy. Journ.Cell.Biol., 17 , 208 - 212.

ROMOSE, V. (1940) - Ökologische Untersuchungen über Hemitelia sericeum , seine Wachstumsperiode und seine Stoffproduktion. Dansk. bot. Arkiv., 10 , 1 - 132.

ROTHER, E. (1963) - Beiträge zur Kenntnis der Färbungen und Farbstoffe bei Torfmoosen (Sphagnum) , Beitr. Biol. Pflanz., 38 , 331 - 381.

RUDOLPH, H. ; ENGMANN, B. (1966) - Neuer Ergebnisse zur Konstitution des Sphagnols. Ber.Deutsch.Bot. Gesellsch., 80 , 114 - 118.

SAITÔ, T. (1956) - Microbiological decomposition of beech litter. Ecol. Rev.Sendai, 14 , 141 - 147.

SCHREVEN, D.A. van (1967) - The effect of intermittent drying and wetting of a calcareous soil on carbon and nitrogen mineralisation. Plant and Soil, 26 , 14 - 32.

SENNING, G. (1963) - The effect of the aqueous leaf extract in the autumn on the growth and activity of cellulose decomposing microorganisms. Zbl.Bakt., 117 , 13 - 40.

SHACKLETTE, H.T. (1965) - Contribution to Geochemical prospecting for minerals. Element content of Bryophytes. Geol.Surv.Bull.USA, 1198 -D, 1 - 21.

SIEGEL, S.M. (1969) - Evidence for the presence of lignin in most gametophytes. Amer. J.Bot., 56 , 175 - 179.

STU, R.G.H. (1951)- Microbial decomposition of cellulose. 531pp. Reinhold publ.Corp., New-York.

SMIT, J.; WIERINGA, K.T. (1953) - Microbiological decomposition of litter. *Nature*, 171, 794 - 795.

STÄLFELT, M.G. (1937) - Der Gasaustausch der Moose. *Planta*, 27, 30

TALLIS, J.H. (1959) - Studies in the biology and ecology of Rhacomitrium lanuginosum Brid. II. Growth and physiology. *J. Ecology*, 47, 325 - 350.

TAMM, C.O. (1954) - Growth, Yield and Nutrition in Carpets of a Forest Moss (Hypnum splendens), *Mem. F. St. Skogst.*, 41, 1 - 140.

TARKHOVA, T.N. (1969) - (en russe) Etude de la dynamique de la croissance et de la prolifération de quelques mousses vertes. *Bot. Zh. SSSR*, 54, 1117 - 1121.

THEANDER, O. (1954) - Studies on Sphagnum peat. III. A quantitative study on the carbohydrate Constituents of Sphagnum mosses and Sphagnum peat. *Acta Chem. Scand.*, 8, 989 - 1000.

TOPPS, J.H.; WAIN, R.L. (1957) - Fungistatic properties of leaf exudates. *Nature (London)*, 179, 652 - 653.

VANNIER, G. (1970) - Réactions des microarthropodes aux variations de l'état hydrique du sol. 319pp. Ed. du CNRS, Paris.

DE VRIES, G.A. (1962) - Contribution to the knowledge of the genus Cladosporium Link. ex Fr., 131pp. Baarn, Uitgeverij en Drukkerij.

WAKSMAN, S.A.; TENNEY, F.G. (1927) - The decomposition of natural organic materials and their decomposition in the soil. I. Methods of quantitative analysis of plant materials. *Soil. Sci.*, 24, 275 - 283.

WAKSMAN, S.A.; BUGIE, E. (1944) - Chaetomin, a new antibiotic substance produced by Chaetomium cochliodes. I. Formation and properties. *J. Bact.*, 48, 527 - 552.

WEBSTER, J.W. (1956) - Succession of fungi on decaying Goksfot
cums. I. J.Ecol., 44 , 517 - 544
II. J.Ecol. ,45 , 1 - 30.

WEBSTER, J.W. (1956) - Conidia of Acrospermum compressum and A. ...
Trans .Br.mycol. Soc., 39 , 361 - 366.

WEIGMANN, H. (1924) - Die Pilzkunde der Milch. 134pp. P. Parey, Berlin.

WITKAMP, M. (1960) - Seasonal fluctuations in the fungus flora in multi
and mor of ab oak forest. Medd. Inst. toegep. Onderz. Nat., 46, 1 - 56.

DEUXIEME THESE

ECOLOGIE DES MOUSSES TERRESTRES
(EUBRYA)

Vu, approuvé et permis d'imprimer:
Nancy, le *25 novembre*. 1970

Le Doyen de la Faculté des Sciences
J. AUBRY



